Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden.

Von

H. Paul.

(Arbeit aus dem Laboratorium des Kön. botan. Gartens und Museums zu Berlin.)

In Haberlandt's verdienstvoller Arbeit »Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose« [1]) findet sich unter Nr. 3 der Schlussbemerkungen folgende Angabe: »Das Absorptionssystem wird vor allem durch die Rhizoiden repräsentiert, welche hinsichtlich ihrer Leistungsfähigkeit und der damit zusammenhängenden Organisationseigentümlichkeiten dem Absorptionsgewebe der Wurzeln mit seinen Wurzelhaaren gewiss nicht nachstehen«. Dieser Satz gab die Veranlassung zu den nachfolgenden Erörterungen.

Schon die ältesten Autoren [2]) verglichen die Rhizoiden der Moose ganz und gar mit den Wurzeln der Gefäßpflanzen; sie nannten sie geradezu »Wurzeln«. Diese Auffassung hat etwas sehr Natürliches und Selbstverständliches, denn sie ist aus dem Bestreben hervorgegangen, für Organe niederer Pflanzen Analogien zu denen der höheren, besser bekannten zu suchen. Es ist nun aber eine längst bekannte Thatsache, dass die Moose mit ihrer ganzen Oberfläche Wasser und darin gelöste Stoffe aufzunehmen im stande sind [3]). Hierdurch sah sich schon Detmer veranlasst, die Behauptung aufzustellen, dass den Rhizoiden vor allem die Aufgabe zukommt, die Moospflanze im Boden zu befestigen; als wasseraufnehmende Organe sollten sie, wenigstens bei vielen Moosen eine nur untergeordnete Bedeutung

1) Pringsheims Jahrb. Bd. 17, p. 484.

2) Hedwig, Fundamenta Historiae Naturalis Muscorum frondosorum. Pars I. Cap. III. De radice Muscorum p. 11—13.

Meyen, F. J. F., Beiträge zur Physiologie und Systematik der Algen. Cap. IV. Über die »Wurzeln« der Moose. Nov. Act. C. L. C. XIV. 2, p. 478 ff.

Schimper, W. P., Récherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. Memoires de la Société d'Histoire naturelle de Strasbourg IV. p. 20—21.

3) Vergl. hierzu Goebel in Schenk's Handbuch II. 364.

besitzen[1]. Danach wäre die Ansicht HABERLANDT's im günstigsten Falle nur eine einseitige Auffassung der Function dieser Gebilde.

In neuerer Zeit hat GÖBEL[2]) zwischen diesen beiden extremen Anschauungen zu vermitteln gesucht, indem er sagte, dass die feineren Auszweigungen der Rhizoiden die Stoffaufnahme durch Umwachsen der Erdpartikelchen bewirkten, während die dickeren Äste einerseits der Stoffleitung, andererseits als Haftorgane dienten. Er hatte hierbei offenbar die normale, mit reichlichen Rhizoiden versehene Erdmoospflanze im Auge; HABERLANDT's Untersuchungen erstreckten sich vorwiegend auf Moose, die auf organischen Substraten wachsen; DETMER dagegen dachte wohl an die mannigfachen Bedingungen, unter denen die Laubmoose vegetieren, als er seine Ansicht aussprach. Einen Beleg für diese giebt er freilich nicht.

Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich nun zu demselben Resultat gelangt wie DETMER; ich halte die Rhizoiden der Laubmoose in erster Linie für Haftorgane, ohne dabei zu verkennen, welche wichtigen Nebenrollen sie sonst noch im Leben der Moospflanze spielen.

Das Material hierzu habe ich größtenteils in der Umgebung von Berlin und während einiger Tage im August vorigen Jahres im Riesengebirge gesammelt; in einigen Fällen war ich auf Herbarmaterial angewiesen.

Ehe ich nun auf die speciellen Auseinandersetzungen eingehe, will ich es nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. ENGLER für das Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegenbrachte, meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich den Herren Dr. LINDAU und Dr. RUHLAND für manchen Rat zu Dank verpflichtet.

Allgemeines. — Erdmoose.

Um zu einem allgemeinen Verständnis der Function der Rhizoiden zu gelangen, empfiehlt es sich, von der Sporenkeimung auszugehen. Ich will hierbei nur den gewöhnlichsten Fall anführen, ohne mich auf die mannigfachen Verschiedenheiten, die durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden können, einzulassen. Einen solchen stellt die von MÜLLER-THURGAU[3]) beobachtete und genau beschriebene Keimung von Funaria hydrometica Hedw. dar, die ich in eigenen Versuchen controllieren konnte. Nach der Sprengung des Exospors wächst das Endospor zu einem mit Chlorophyllkörnern versehenen, mehrzelligen Protonemafaden aus, dessen Zellwände quergestellt sind. Im allgemeinen tritt nun auf der diesem Faden entgegengesetzten Seite ein anderer aus der Spore hervor, der in das Substrat

1) DETMER, W., Das pflanzenphysiologische Praktikum. 1888, p. 133.

2) GOEBEL, Organographie der Pflanzen II. 1, p. 339, 1898.

3) MÜLLER-THURGAU, Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Sachs, Arbeiten des Bot. Inst. Würzburg I. p. 475.

dringt — sofern dasselbe durchdringbar ist —, allmählich an Chlorophyllgehalt abnimmt, sich reich verzweigt, schiefe Zellwände zeigt und, wenigstens in seinem älteren Teile, braungefärbte Membranen besitzt. Auch die Zellen des grünen Protonemas können Auszweigungen bekommen, die dasselbe Verhalten und die gleichen Eigenschaften aufweisen. Diese letzteren sowohl als auch der erstgenannte Faden werden die Rhizoiden des Protonemas genannt.

Der Umstand, dass in den weitaus häufigeren Fällen[1]) die Entwickelung der Rhizoiden der des grünen Protonemas vorauseilt, lässt erkennen, dass diese vor allen Dingen die Aufgabe haben, den im Entstehen begriffenen jungen Organismus zu fixieren, indem sie das Protonema an der zu seinem gedeihlichen Fortwachsen geeigneten Platze festheften, und damit zugleich für die Anlage der beblätterten Moospflanzen an richtiger Stelle zu sorgen. Die Ernährung wird einerseits von den grünen Fäden durch Assimilation besorgt, andererseits durch Aufnahme von Wasser und darin gelösten Nährstoffen seitens der gesamten Oberfläche, die Rhizoiden einbegriffen, erfolgen.

Wie wir sehen, ist zwischen den Rhizoiden und den Protonemafäden kein durchgreifender Unterschied vorhanden; die einen gehen allmählich in die anderen über, und da die später an der beblätterten Moospflanze aus besondern, sich von den benachbarten Zellen stark abhebenden Initialen hervorgehenden Rhizoiden sich nicht von denen des Protonemas unterscheiden, so gilt für sie dasselbe. Demnach ist auch eine scharfe Definition der Rhizoiden nicht zu geben.

In sehr anschaulicher Weise hat Correns[2]) diese Verhältnisse beleuchtet, indem er auf die verschiedenen Bildungsstufen aufmerksam macht. Er sagt, dass die Rhizoiden eine charakteristische, extreme Form des Protonemas darstellen, die durch schiefe Wände in den Zellfäden, durch nur blasse, kleine Chloroplasten oder auch nur Leucoplasten und durch Membranen, die von einem gewissen Alter modificiert sind und grau, gelb, braun oder rot gefärbt sind, gekennzeichnet ist.

Diesen Rhizoiden im eigentlichen Sinne oder, wie Schimper[3]) sie nennt, racines souterraines ou de fixation proprement dites stehen diejenigen gegenüber, die er mit racines aériennes ou adventives bezeichnet. Während die ersteren, wie aus den Namen schon hervorgeht, ausschließlich der Festheftung dienen, spielen die letzteren z. T. eine andere Rolle, die der Gegenstand eines besonderen Capitels sein wird, z. T. aber haben sie auch eine

1) Es spielen hierbei Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse des Substrats eine wesentliche Rolle. Vergl. hierzu auch: Schulz, Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimfähigkeit der Sporen der Moose etc. Beih. Bot. Centralbl. XI. p. 81.

2) Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge p. 342.

3) Schimper l. c. p. 20, 21.

mechanische Function zu erfüllen. Es gehören hierher diejenigen Rhizoiden, welche die Moospflanzen zu Polstern verweben, indem sie sich zwischen die einzelnen Stämmchen drängen und sich mit den Rhizoiden benachbarter Pflanzen verschlingen.

Sie können teils am Stengel selbst entspringen, teils aber auch aus der inneren oder äußeren Seite der Blattspitze hervorgehen. Der erste Fall ist so allgemein, dass es der Aufzählung von Beispielen nicht bedarf. Aus der Innenseite der Blattspitzen kommen Rhizoiden bei Leucobryum glaucum Schimp. vor, deren mechanische Function bereits von Correns[1]) betont wird.

Aus der Außenseite der Blätter entspringende Rhizoiden sind von einigen Hypnum-Arten bekannt, nämlich von H. fluitans L., H. cordifolium Hedw., H. pseudostramineum H. Müll., H. stramineum Dicks. Bei diesen Moosen treten die Rhizoiden dann auf, wenn sich einzelne Pflanzen oder wenige Exemplare zwischen anderen Moosen befinden; sie klammern sich an diesen damit fest an und werden bei deren Weiterwachsen mit in die Höhe gehoben. Auf diese Weise verhindern sie ein Überwuchertwerden durch andere Moose.

Besonders klar geht dies aus dem Verhalten von H. stramineum Dicks. hervor, welches fast immer zwischen Sphagnum wächst und an Blättern namentlich in der Region Rhizoiden erzeugt, in welcher es mit den Köpfen von Sphagnum in Berührung kommt. Wächst das Sphagnum, so wird das schwache Hypnum-Stämmchen mit emporgenommen und kann so stets mit dem Hauptteile des assimilierenden Apparates dem Lichte ausgesetzt bleiben. Niemals habe ich an freiwachsenden Rasen dieses Mooses Rhizoiden aus den Blättern gesehen. Diese Erscheinung ist also die Folge eines Berührungsreizes durch umgebende fremde Gegenstände oder Organismen und nicht, wie Correns[2]) vermutet, von chemischen Reizen, die mit der Anpassung an eine saprophytische Lebensweise zusammenhängen. Er sucht diese Vermutung zu stützen, indem er ein Beispiel anführt, nach welchem die Blätter eines durch Kuhmist gewachsenen Rasens Rhizoiden gehabt hätten. Hierauf kann erwidert werden, dass diese auch durch die bloße Berührung hervorgerufen sein könnten. Ferner brachte er Stengelstücke in Nährlösungen. Dass nun in diesem Falle die Blätter Rhizoiden entwickelten, kann nicht Wunder nehmen, da infolge der allen Teilen in erhöhtem Maße zugeführten Nahrung die noch wachstumsfähigen Teile, in diesem Falle also die Rhizoideninitialen auswachsen mussten, zumal ja diese Stücke als Stecklinge fungieren und die aus den Initialen sprossenden Fäden neue Pflanzen hervorzurufen im stande sind. Außerdem befanden sich die Pflanzen hierbei in solchen Verhältnissen, wie sie schwerlich in der Natur

1) Correns l. c. p. 49.
2) Correns l. c. p. 349.

vorkommen dürften. Was sollte das Moos zwischen Sphagnum für Nährstoffe finden? Die Rhizoiden gehen gern in die hyalinen Zellen desselben hinein und durch die Poren wieder hinaus in eine andere hinein und wieder hinaus u. s. w. durch eine ganze Reihe von Zellen hindurch, da sie hier einen willkommenen Anheftungspunkt vorfinden; sie lassen aber die Membran ihres Wirtes unversehrt, und auch für die Wasseraufnahme dürften sie kaum in Betracht kommen, weil sie die Zellen ganz ausfüllen, so dass diese kein Wasser mehr bergen können (Fig. 1). Alle diese Umstände weisen wohl mehr auf eine mechanische Einrichtung hin.

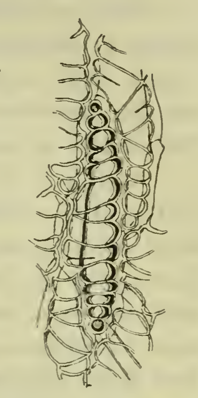


Fig. 1. Rhizoid von *Hypnum stramineum* Dicks., in eine Sphagnum-Blattzelle gedrungen. 450/1.

Gleichfalls adventiv sind die Rhizoiden plagiotroper Moose, zu denen die meisten der als Pleurocarpen bezeichneten und von den Acrocarpen namentlich die selbständig gewordenen Innovationen der Mnium-Arten gehören. Ich will bei dieser Gelegenheit gleich auf die Verschiedenheit in der Ausbildung der Rhizoiden bei den orthotrop und plagiotrop wachsenden Moospflanzen hinweisen. Die der ersteren entstehen rings am Grunde der senkrecht zur Unterlage stehenden Stämmchen und bilden mit denen benachbarter Pflänzchen einen dichten Filz. Zu diesen primären Rhizoiden können noch adventive am Stamm oder an den Blättern (Leucobryum) hinzutreten, die aber überall ringsum herauswachsen und nicht auf eine Seite des Stengels beschränkt sind.

Anders steht es mit der Rhizoidenanordnung plagiotroper Pflänzchen. Die primären verschwinden meist bald durch Absterben des unteren Stengelteiles, was auch bei orthotropen eintreten kann; es übernehmen dann die adventiven die Rolle der primären Rhizoiden. Diese entstehen aber nicht allseits, sondern nur auf der dem Substrat zugekehrten Seite entweder regellos auf der ganzen Fläche oder absatzweise in Büscheln. Letzteres findet namentlich dann statt, wenn einzelne Partien des Hauptstengels oder seiner Äste stoloniform werden, z. B. bei Thuidium tamariscinum Br. eur.

Aus dieser verschiedenartigen Ausbildung erklärt sich, wie wir später sehen werden, das ungleiche Verhalten auf den einzelnen Substraten.

Kehren wir nun wieder zum Protonema zurück. Bei einigen Moosen, z. B. den Ephemerum-Arten bleibt es erhalten samt seinen Rhizoiden, und es bilden sich an ihm nur ganz winzige, aus wenigen Blättern und den von ihnen umhüllten Geschlechtsorganen bestehende Pflänzchen, die stets mit dem Protonema in Verbindung bleiben, von ihm festgehalten und größtenteils auch ernährt werden. Um dieser wichtigen Aufgabe zu genügen, tritt eine Differenzierung in besondere Assimilationsorgane, die handförmig verzweigt sind und sich senkrecht vom Substrat erheben, und ein reichentwickeltes Rhizoidensystem ein.

Freilich treten auch am Grunde der beblätterten Pflänzchen eigene,

von diesen selbst entwickelte Rhizoiden auf, worin sich das Bestreben äußert, eine Fixierung der wichtigen Teile der Pflanze herbeizuführen, doch sind diese so unbedeutend und klein, dass sie im Vergleich mit dem reichverzweigten und hochdifferenzierten Rhizoidensystem des Protonemas vollständig verschwinden; sie sind augenscheinlich ohne Bedeutung, zumal sich die Pflanzen vom Protonema nicht loslösen.

Hier hat also letzteres die Aufgabe zu erfüllen, die Moospflanze am Boden zu befestigen. Nach dem Reifen der Kapsel und dem Ausfallen derselben stirbt das Pflänzchen ab, und nur das Protonema, gewöhnlich auch nur das unterirdische, überdauert die ungünstige Periode, um später neue Stämmchen zu producieren.

Auch bei einer Anzahl von anderen kleinen Erdmoosen, z. B. den Pottia-Arten, bleiben die dickeren Fäden des unterirdischen Protonemas lange erhalten und verbinden die einzelnen Pflänzchen mit einander. Hierdurch wird ein fester Zusammenhang der schwachen Stengelchen ermöglicht und diese als ganze, wenn auch lockere Rasen oder Herden am Substrat festgehalten, was sie mit ihren eigenen dünnen Rhizoiden nicht in dem Maße erzielen könnten. Auch in diesem Falle bildet also das Protonema ein vortreffliches Haftorgan für die kleinen, resp. jungen Moospflanzen.

Die bisher betrachteten Moose hatten als ausgebildete Pflanzen nur eine beschränkte Lebensdauer, und das Protonema allein blieb am Leben; bei den meisten Arten jedoch stirbt es nach der Erstarkung der jungen Stämmchen ab, und diese sorgen durch Bildung reichlicher eigener Rhizoiden für ihre Befestigung im oder am Substrat, soweit eine solche nötig ist.

Nicht allein die Verankerung der ganzen Pflanzen wird durch die Rhizoiden bewirkt; in der Regel treten sie auch dann auf, wenn es sich darum handelt, besonders wichtige Teile an einem Punkte und in einer bestimmten Lage zu fixieren.

Ist bei plagiotrop wachsenden Moosen der Hauptstamm schwach, so besitzen häufig die Äste an ihren Ursprüngen eigene Rhizoidenbüschel, z. B. bei Myurella julacea Br. eur. und den kleinen Ptychodium-Arten, besonders wenn die Äste aufrecht stehen.

Interessant sind ferner die sogenannten »wurzelnden Perichätien«. Es erfahren hierbei die kurzen Geschlechtsäste eine vom Hauptstamm unabhängige, eigene Befestigung durch kräftig und reichlich entwickelte Rhizoiden an ihrem Grunde. Solche Perichätien sind bekannt von folgenden Moosen, Fontinalis gracilis Lindb., Dichelyma, Pterygophyllum, Fabronia, Anacamptodon, Habrodon, Thuidium, den Hypnaceen mit kriechendem Stengel in der Regel (Limpricht)[1]), so Platygyrium, Pylaisia, Orthothecium, Cylindrothecium (spärlich), Climacium (spärlich), Isothecium (spärlich), den meisten Brachythecium-Arten, Hyocomium

[1]) Limpricht, Die Laubmoose in Rabenhorst's Kryptogamenflora IV. Bd. 3. p. 2.

(spärlich), Eurhynchium strigosum Br. eur., E. praelongum Br. eur., E. Swartzii Curnow, E. Schleicheri Lorentz, Rhynchostegiella, den meisten Rhynchostegium-, Plagiothecium- und Amblystegium-Arten und schließlich bei fast allen Hypnum-Arten mit kriechendem Stengel.

Wie wir sehen, hat die größere Zahl der ebengenannten Moose einen niederliegenden, meist schwachen Stengel, und die Perichätien bedürfen darum eigener Haftorgane, die sich besonders dann als wirksam erweisen, wenn es darauf ankommt, die entwickelten Sporogone, die oft stärker als die Stengel sind, in einer für die Ausstreuung der Sporen günstigen Stellung dauernd zu erhalten (Fig. 2).



Fig. 2. Zwei »wurzelnde« Perichätien von von *Hypnum incurvatum* Schrad. Die Seten sind oben abgeschnitten. $^{18}/_{1}$.

Nicht recht einzusehen ist nur, welche Function die Rhizoiden an den Perichätien der größeren, starkstämmigeren Arten (Fontinalis gracilis Lindb., Climacium dendroides Web. et Mohr etc.) haben. Für die Ernährung kommen sie nicht in Betracht, selbst wenn den Rhizoiden eine solche Rolle zugestanden würde. Bei Fontinalis gracilis Lindb. ist wie bei ihren Verwandten die ganze Pflanze vom Wasser umspült, so dass es gesonderter Aufnahmeorgane für das Perichätium nicht bedarf; auch haben die übrigen Fontinalis-Arten keine Rhizoiden an demselben. Bei Climacium und den übrigen schweben die Rhizoiden in der Luft und kommen mit dem Substrat gar nicht in Berührung. Vielleicht handelt es sich nur um eine specifische Eigentümlichkeit oder um ein Relict, da die Rhizoiden, wie oben angegeben, meist spärlich sind.

Ehe ich nun auf die verschiedene Ausbildung der Rhizoiden auf den einzelnen Substraten eingehe, möchte ich eine charakteristische Eigenschaft derselben besprechen.

Viele Rhizoiden besitzen von einem gewissen Alter an eine braune Farbe, die bald heller oder dunkler ist, bald ins Violette übergeht. Behandelt man diese braungefärbten Fäden mit concentrierter Schwefelsäure, so tritt augenblicklich eine intensiv kirschrote Färbung ein, die um so dunkler ist, je kräftiger die braune Farbe der Rhizoiden ist[1]). Selbst bei

1) Correns erwähnt diese Reaction bei Gelegenheit der Besprechung der Brutkörper von Orthotrichum Lyellii Hook. et Tayl. als die gewöhnliche der Rhizoiden auf H_2SO_4; über die chemische Beschaffenheit des braunen Farbstoffes teilt er nichts mit (l. c. p. 127).

ganz jungen, nur eben schwach angehauchten Fäden stellt sich bei Zusatz von $H_2 SO_4$ eine rote, wenn auch blasse Färbung ein. Letzteres konnte ich besonders schön an jungen Pflänzchen von Splachnum ampullaceum L. beobachten, welches ich im Grunewald bei Berlin auf Kuhdünger gesammelt hatte. Hierbei machte ich auch folgende interessante Beobachtung. Ich ließ ein Präparat in Schwefelsäure einige Tage liegen, um zu sehen, ob die rote Farbe von Bestand wäre. Dies war auch der Fall, aber die nicht gefärbten, also noch hyalinen Teile der jungen Rhizoiden waren vollständig aufgelöst worden, während die anderen unversehrt geblieben waren.

Es scheint also, als ob der braune Farbstoff der Rhizoiden eine Begleiterscheinung der Widerstandsfähigkeit gegen starke Säuren — für Alkalien trifft dasselbe zu — ist. Vielleicht lässt sich dies noch verallgemeinern und auf die Widerstandsfähigkeit gegen jederlei äußere Einflüsse ausdehnen. Für diese Annahme spricht der Umstand, dass gerade in den Fällen, in welchen die Rhizoiden ganz besonders auf Festigkeit in Anspruch genommen werden, z. B. bei Steinmoosen und solchen in raschfließenden Gewässern die braune Färbung am ausgesprochensten ist, während sie im umgekehrten Falle häufig ganz hyalin bleiben.

Mir sind bisher nur zwei Moose bekannt, deren bräunliche Rhizoiden nicht in der eben beschriebenen Weise reagieren, nämlich Ceratodon purpureus Brid. und Georgia pellucida Rabenh.; die Farbe ist hier auch ein mehr gelbes Braun. Wahrscheinlich handelt es sich bei den Rhizoiden dieser beiden Moose um einen ganz anderen Farbstoff.

Farblose Rhizoiden besitzen die Vertreter der Buxbaumiaceen und und Polytrichaceen. Diese zeigen teils andere Einrichtungen zur Festigung ihrer Haftorgane, teils bedürfen sie solcher nicht. Bei den Rhizoiden der Polytrichaceen sind, wie bekannt, die stärkeren Äste von den schwächeren umwickelt, und nur die letzten Auszweigungen bleiben frei und zerstreuen sich im Substrat. Es kommt hier also zur Ausbildung eines Seiles, was in der verhältnismäßig kräftigen Entwickelung der Stämmchen seine Erklärung findet. Die letzten, sich im Substrat verbreitenden Endzweige sorgen durch reichliches Umwachsen von Erdpartikelchen für die Verankerung, während die umwickelten Äste die Function der starken, braungefärbten Rhizoiden anderer Moose übernehmen.

Der Ansicht Goebel's[1]), nach welcher es sich hier um eine Dochtwirkung handeln sollte, kann ich nicht zustimmen. Die Gründe, die mich dazu bewegen, sind folgende: damit eine gut functionierende Dochtwirkung zu stande kommt, bedarf es einer hinreichenden Menge von Flüssigkeit, die aber den, wie Goebel richtig bemerkt, meist an trockenen Standorten wachsenden Polytrichaceen — auch Atrichum macht hierin keine Aus-

1) Goebel, Organographie II. 1. p. 342.

nahme — nur dann zur Verfügung steht, wenn es so stark regnet, dass der Boden durchweicht wird. In diesem Falle nehmen aber die Blätter schon so reichlich Wasser auf, dass die schwache Zuleitung durch die Rhizoidendochte vollständig hinter der durch die Blätter zurückbleiben würde. Ferner sind die umsponnenen Rhizoiden so wenig dicht gefügt und lassen stellenweise so große Lücken, dass schon hierdurch die Annahme einer capillaren Leitung hinfällig wird. In meiner Vermutung wurde ich noch durch den Umstand bestärkt, dass das im Sumpfe wachsende Polytrichum strictum Banks. nicht die erwähnte Eigenschaft, wohl aber den für viele Sumpfmoose charakteristischen Stengelfilz besitzt. Nach allem glaube ich viel eher, dass es sich hier um eine Einrichtung mechanischer Art handelt.

Ich lasse nun die Schilderung der Rhizoiden bei den Erdmoosen folgen, da sie wenig Merkwürdigkeiten zeigen und eines besonderen Capitels nicht bedürfen.

Betrachten wir ein großes und ein kleines Moos auf einem Substrat von gleicher Beschaffenheit, so bemerken wir bezüglich der Länge der Rhizoiden, dass das kleine im Verhältnis zum größeren die längeren besitzt. Die Ausbildung ist also unter ganz gleichen Verhältnissen durchaus nicht porportional der Stärke der Pflänzchen. Das hat hat seinen Grund darin, dass die oberen, leichter austrocknenden Schichten des Bodens von den Rhizoiden durchdrungen werden müssen, ehe sie sichere Gelegenheit finden, sich festzuheften. Blieben sie in der obersten Schicht, dann würden die Moose leicht vom Winde verweht werden. Deshalb strecken sich also die Rhizoiden kleiner Moose oft um das Mehrfache der Größe des Stämmchens, während die großen Pflanzen dies nicht nötig haben, da sie an und für sich längere besitzen.

Dies gilt aber nur von Moosen, deren einzelne Individuen von einander unabhängig und nicht zu Rasen zusammengeschlossen sind. Für diese kommen infolge des Zusammenwirkens des ganzen Consortiums natürlich andere Factoren in Betracht.

Über die Wirkung der physikalischen Beschaffenheit des Substrates auf die Rhizoidenentwickelung bei den Erdmoosen ist folgendes zu bemerken: die längsten Rhizoiden besitzen die Moose auf reinem Sandboden und anderen wenig bindigen Bodenarten, wie humösem Sand, gewöhnlichem Ackerboden. Die kleinen Ackermoose Pottia-, Phascum-Arten u. a. haben ja schon aus vorher angegebenen Gründen verhältnismäßig lange Rhizoiden, aber auch größere Formen, z. B. das auf Sand vorkommende Polytrichum juniperinum Willd., besitzen, verglichen mit nicht auf Sand wachsenden gleichstarken Arten kräftigere und längere Rhizoiden. Die Gründe hierfür liegen nach dem oben Gesagten auf der Hand.

Darin, dass sich die Rhizoiden weit in dem losen Substrat verbreiten, dass sie die Sandkörner umwachsen und zusammenballen, liegt der wesent-

liche Nutzen der Sandbewohner unter den Moosen, zu denen besonders Polytrichum juniperium Willd., P. piliferum Schreb., P. perigoniale Mich., Ceratodon purpureus Brid., Tortula ruralis Ehrh., Racomitrium canescens Brid. und Brachythecium albicans Br. eur. gehören. Sie befestigen den Sand und bereiten ihn zur Besiedelung durch höhere Pflanzen vor; auf diese Weise wird durch die Thätigkeit der Moose aus sterilem Boden, wenn auch ganz allmählich, ein besserer.

Das Zusammenballen der Sandkörner wird nach SCHIMPER [1]) bewirkt durch un dépôt granuleux qui paraît provenir d'une exsudation résineuse, und durch die Plasticität der jüngeren Teile. Letzteres ist zweifellos richtig, aber das erstere konnte ich nicht feststellen; was SCHIMPER gesehen hat, ist mir unklar geblieben.

Je fester (»schwerer«) nun der Boden wird, desto mehr Widerstand setzt er dem Eindringen der Rhizoiden entgegen und desto mehr Gelegenheit bietet er ihnen gleichzeitig, sich schon in oberen Schichten festzusetzen, da ein Austrocknen weniger zu befürchten ist. Dementsprechend werden die Rhizoiden auch immer kürzer, je fester der Boden wird, und auf Thon und Lehm sind sie am kürzesten. Vergleichende Untersuchungen eines und desselben Mooses auf verschiedenen Bodenarten zeigen dies deutlich. Mir sind als Beispiele hierfür besonders Hypnum cupressiforme L. und Eurhynchium praelongum Br. eur. in der Erinnerung, zwei Moose, welche auf allen möglichen Substraten vorkommen können und sich diesen ganz anpassen; sie werden uns daher später wieder begegnen.

Im Bau weichen die Rhizoiden auf den verschiedenen Böden wenig ab; die Membran ist dünn bis mäßig verdickt, die Farbe wechselnd. Die hyalinen Rhizoiden der Polytrichaceen kennen wir bereits. Bei den übrigen Erdmoosen sind diese weiter hinauf farblos als bei denen der Moose, die ihre Haftorgane mehr auf ihre Festigkeit in Anspruch nehmen. Die sonstige Organisation ist die ganz gewöhnliche.

Moose auf organischen Substraten.

Die auf organischen Substraten wachsenden Moose zerfallen in zwei Klassen. Die erste umfasst epiphytische Moose, die zweite Besiedler in Zerfall begriffener pflanzlicher und tierischer Substanzen. Die Epiphyten teilen sich wieder in Rindenbewohner, in solche, die auf grünen Pflanzenteilen wachsen oder vorkommen können und schließlich in die, welche gelegentlich auf Pilzen constatiert werden.

Moose auf Rinden lebender Bäume sind bei uns außerordentlich häufig; man kann sie in zwei Gruppen einteilen. Zunächst giebt es solche, die

1) SCHIMPER l. c. p. 20—21.

am häufigsten oder ausschließlich Rindenbewohner sind; sie sind als echte Epiphyten zu bezeichnen. Hierher gehören z. B. Tortula papillosa Wils., T. pulvinata Limpr., T. laevipila De Not., viele Ulota- und Orthotrichum-Arten, Dicranum montanum Hedw., Dicranoweisia cirrata Lindb., Antitrichia curtipendula Brid., Leucodon sciuroides Schwägr., Neckera-Arten, Platygyrium repens Br. eur. und Pterigynandrum filiforme Hedw.

Die zweite Gruppe umfasst Moose, deren eigentliches Substrat nicht gerade Baumstämme sind, die sich aber häufig auf ihnen ansiedeln; sie können wohl als gelegentliche Epiphyten bezeichnet werden. Zu ihnen gehören u. a. Dicranum scoparium Hedw., Hypnum cupressiforme L. und Brachythecium-Arten. Einige Vertreter dieser Gruppe finden sich auch ebenso häufig auf dem Holze morscher Stümpfe; wir werden ihnen daher bei deren Besprechung wieder begegnen.

Eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gruppen giebt es kaum; ebenso wenig lässt sich eine nach den Steinmoosen hin ziehen. Die meisten der ersten Gruppe können gelegentlich auf Steinen vorkommen, z. B. Dicranoweisia cirrata Lindb., Antitrichia curtipendula Brid. und Pterigynandrum filiforme Hedw., nur ist ihr eigentlicher Standort an Bäumen zu suchen. Dasselbe gilt von der zweiten, deren Vertreter aber viel weniger Epiphyten sind, sondern gewöhnlich auf anderen Substraten ihre Lebensbedingungen finden. Mit dem Vorkommen gleicher Arten auf Steinen wie auf Bäumen hängt sicherlich zusammen, dass diese Moose mehr oder weniger Xerophytencharakter tragen, der eine Folge gleicher physikalischer Bedingungen ist, was auch im nächsten Capitel bei Besprechung der Gesteinsmoose sich herausstellen wird. Auch Erdmoose können bisweilen einzelne Äste oder ganze Pflanzen von ihrem Standorte am Fuße der Bäume auf deren Rinde entsenden, was ich an Mnium affine Bland. und Scleropodium purum Limpr. beobachtete.

Das Verhalten der Moose auf den Rinden wird zunächst rein äußerlich durch die, wie wir oben sahen, verschiedene Ausbildung der Rhizoiden acrocarper und pleurocarper Pflanzen bedingt. Man sieht auf rauheren Rinden die Kissen der Orthotrichum- und Dicranum-Arten zwischen Spalten eingeklemmt und von hier aus auch auf glattere Partien übergehen. Es sind ganze Complexe von Moospflanzen, die sich hier zu gemeinsamem Wirken zusammengedrängt haben. Ein einzelnes dieser kleinen Pflänzchen könnte sich wohl mit seinen Rhizoiden kaum an der Rinde halten; die zu einem dichten Filz vereinigten und in einander verschlungenen Fäden des ganzen Polsters bieten dagegen eine weit größere Möglichkeit. Das ganze Rhizoidensystem sitzt gewissermaßen (natürlich nicht wörtlich genommen) wie eine Haftscheibe dem Substrat auf und entsendet außerdem Ausläufer von einzelnen Fäden radial nach allen Seiten. Diese dringen in jede noch so kleine Spalte ein und setzen sich hier fest (Fig. 3).

Auch durch Überwallung kleiner Höckerchen und dichtes Anschmiegen an jede Vertiefung des Periderms wird die Fähigkeit, sich festzuhalten, vergrößert. Durch Summierung dieser vielen einzelnen Angriffspunkte wird es erklärlich, wie sich die Polster so außerordentlich fest ihrer Unterlage anfügen.

Ein directes Angreifen der intacten, gesunden Rindenzellen findet nicht statt. Die Moose scheiden kein Secret aus, das eine Lösung der Zellwände herbeiführt; ich werde darauf bei Gelegenheit der Besprechung der Holzbewohner zurückkommen.

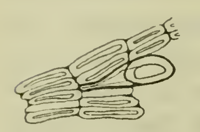


Fig. 3. Spitze eines zwischen Birkenperiderm gedrungenen Rhizoids von *Hypnum cupressiforme* L. $^{450}/_{1}$.

Nun werden aber von den Rinden Partien abgestoßen, diese können, wo sie sich unter Moospolstern befinden, nicht abfallen. Sie werden von den Rhizoiden vollständig eingehüllt. Man findet fast in jedem älteren Polster Reste solcher Rindenstückchen in verschiedenen Graden der Auflösung, die aber nicht durch die Rhizoiden bewirkt wird, sondern durch Pilzhyphen und Bacterien, die sich massenhaft in jedem Moosrasen befinden und aus den sich dort ansammelnden und in dem capillar festgehaltenen Wasser zum Keimen gebrachten Sporen entstehen. In diese durch die eben genannten Organismen stark zerstörten Rindenpartikel dringen die Rhizoiden, getreu der Neigung, jede Unebenheit des Substrates auszunutzen; man findet sie daher auch im Inneren der Zellen. Diese Fälle sind aber nicht häufig.

Es ist oftmals schwer, zwischen und in den braunen Peridermzellen die ziemlich gleich gefärbten Rhizoiden zu erkennen. Durch die bereits erwähnte Reaction auf concentrierte Schwefelsäure fällt diese Schwierigkeit fort; die augenblicklich rotgefärbten Rhizoiden treten dann scharf zwischen den braunen Rindenzellen hervor.

Die auf Bäumen wachsenden pleurocarpen Moose zeigen ein ganz anderes Verhalten als die Acrocarpen. Sie sind niemals zu so dichten Polstern verschmolzen wie die Orthotrichen. Findet man sie rasenartig beisammen, wie z. B. an Buchen H y p n u m c u p r e s s i f o r m e L. var. f i l i f o r m e Brid. und N e c k e r a c o m p l a n a t a Hüben., so wird man sehen, dass nie eine enge Verschlingung durch die Rhizoiden stattfindet, sondern dass der rasenartige Habitus durch die gleichartige, auf den Einfluss des Regens zurückführbare Lagerung zahlreicher Äste der Pflänzchen hervorgerufen wird.

Die einzelne Pflanze wird durch kurze Rhizoidenbüschel, die in kleinen Abständen auf der Unterseite des Stengels entstehen oder durch regellos hervorgesprosste Fäden am Substrat befestigt. Diese an vielen Punkten wirkende Anheftungsweise ist vollkommen ausreichend. Das Rhizoidensystem ist demnach ziemlich einfach, die Fäden verzweigen sich nur wenig, bleiben gewöhnlich klein und verflechten sich kaum.

Die Details im Verhalten der einzelnen Rhizoiden sind dieselben wie

bei den Acrocarpen; es finden gleichfalls die verschiedensten Anschmiegungen an das Substrat statt.

Je nach der Beschaffenheit der Rinde verteilen sich nun die Rhizoiden auf dem Substrat verschieden. An ganz rauhen Rinden bleiben sie zusammen und bilden fast eine Haftscheibe, da die einzelnen Fäden dicht an einander geschlossen sind, so dass in der That beinahe ein Zellkörper entsteht. In diesem Falle finden die Rhizoiden schon auf einer verhältnismäßig kleinen Fläche die zu ihrer Befestigung nötigen Anheftungspunkte beisammen.

Bei glatteren Rinden treten sie mehr auseinander, denn sie sind genötigt, nach solchen Punkten zu suchen. Auf ganz glatten Flächen endlich verteilen sie sich sternförmig über eine ziemlich weite Strecke, wie ich an Brachythecium rutabulum Br. eur. auf weißem Birkenperiderm sah. In Fig. 4 ist ein Querschnitt durch zwei Rhizoiden desselben Mooses dargestellt, aus welchem hervorgeht, wie die einzelnen Fäden dem Substrat aufliegen.

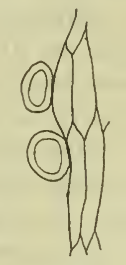


Fig. 4. Zwei Rhizoiden von *Brachythecium rutabulum* Br. eur. im Querschnitt auf Birkenperiderm. $^{450}/_{1}$.

An den glatten Rindenpartien allein kann sich kein Moos halten; ich habe wenigstens nie solche Fälle gesehen. Immer findet eine Verankerung der Pflanzen in irgend einer Spalte oder auf rauheren Teilen statt, von wo aus einzelne auch auf die glatteren Flächen übergehen.

Am häufigsten sind schräg gestellte Bäume mit Moosen bewachsen aus Gründen, die ich wohl nicht anzuführen brauche.

Die Rindenbewohner gehen durch Vermittelung der gelegentlich auch Holzzäune besiedelnden Orthotrichum-Arten, nämlich O. diaphanum Schrad., O. stramineum Hornsch., O. patens Bruch., O. pumilum Swartz, O. Schimperi Hammar, O. fastigiatum Bruch, O. affine Schrad. und O. obtusifolium Schrad., denen sich Dicranoweisia cirrata Lindb. und Hypnum cupressiforme L. anschließen, in die Holzbewohner über, welche ich deshalb hier gleich folgen lassen will.

Erhöhtes Interesse beanspruchen sie, weil Haberlandt sich veranlasst sah, einige an ihren Rhizoiden beobachtete Erscheinungen als Anpassungen an eine saprophytische Lebensweise zu deuten.

Einigermaßen intactes Holz (frische Baumstümpfe, Holzplanken der Zäune u. s. w.) bieten den Rhizoiden keine Gelegenheiten zum Eindringen in das Innere; die darauf wachsenden Moose verhalten sich daher durchaus wie die Rindenbewohner. Erst muss eine ziemlich starke Vermoderung eingetreten sein, dann findet man die braunen Fäden auch eingedrungen.

Betrachten wir beispielsweise Hypnum cupressiforme L. auf einem Kiefernstumpf. Befindet sich das Moos auf der Schnittfläche, dann dringen die Rhizoiden zunächst durch angeschnittene Tracheiden ein und von hier

aus durch die von Pilzen, kleinen Tieren und anderen Organismen zerstörten Tüpfel und Wände in benachbarte, ferner in die Markstrahlen und gelangen auf diese Weise unter mannigfaltigsten Krümmungen und Windungen und unter Bildung sonderbarster Figuren in das Innere.

Bei seitlichem Vorkommen am Holze sind Pilzinfectionsstellen, Löcher, durch welche kleine Tiere eingedrungen sind, und ähnliche Angriffspunkte die Eingangspforten der Rhizoiden. Stets konnte ich beobachten, dass Pilze, Algen, Bacterien, Nematoden u. s. w. in reicher Zahl vorhanden waren; diese hatten den Rhizoiden vorgearbeitet. Auch konnte ich constatieren, dass ein Eindringen der letzteren nur so weit stattfand, als auch die erwähnten holzzerstörenden Organismen vorgegangen waren. Besonders in einem Falle war es interessant zu sehen, wie sich von einer kleinen Stelle aus schwärzliche Hyphen radial nach innen ausgebreitet hatten. Ihnen waren die Rhizoiden gefolgt und hatten zunächst Besitz von den äußeren Tracheidenpartien genommen, dieselben ganz ausgefüllt und waren von diesen in die nächsten Schichten gedrungen.

Haberlandt beschreibt an der erwähnten Stelle[1]) Durchdringungen von Tracheidenwänden durch Rhizoiden einer Varietät von Webera nutans Hedw. Er sagt Folgendes: »Die in den Tracheiden, den Wänden derselben dicht angeschmiegt verlaufenden Rhizoidenäste hatten stellenweise, gleich den Hyphen eines Schmarotzerpilzes, dünne Perforationsfortsätze durch die verdickten Wände getrieben. Nach Durchbohrung der Wand schwillt die Spitze des Fortsatzes schlauchförmig an und wächst nun als neugebildeter Seitenast weiter. Ein solcher geht manchmal quer durch mehrere Tracheiden, indem seine Spitze sich stets aufs neue zu einem Perforationsfortsatze gestaltet«. Die Thätigkeit niederer Organismen erwähnt er nicht. Die engen Durchbruchsstellen, die er beschreibt, sind übrigens nicht immer vorhanden; sie sind vielmehr bisweilen ebenso groß, als der Durchmesser der Rhizoideen beträgt, bisweilen auch größer, je nach dem Umfang der Organismen, die meiner Ansicht nach sie hervorgebracht haben. Dass solche vorhanden gewesen sind, geht daraus hervor, dass nach Haberlandt's Angabe das betreffende Moos auf »feuchtem, morschen Tannenholze« wuchs.

Großen Wert legt er auf die glatten Ränder der Durchbohrungsstellen; er führt diese auf die Ausscheidung eines lösenden Stoffes durch die Rhizoiden[2]) zurück. Nun finden sich diese Stellen aber nur in solchem Holz, das schon einen hohen Grad der Vermoderung erreicht hat und gewissermaßen maceriert ist, und dessen Zellwände erweicht sind, so dass man an eine mechanische Durchdringung denken könnte; Haberlandt stellt sie aber

1) Haberlandt l. c. p. 472.

2) In einer Anmerkung spricht Haberlandt die Vermutung aus, dass bei der Sporenkeimung vielleicht nicht eine unregelmäßige Zerreißung des Exospors, sondern ein Austreten des ersten Protonemafadens durch ein glattes und regelmäßiges Loch stattfände, welches durch ein abgeschiedenes Secret hervorgebracht sei. Dieser Umstand würde dann sehr für seine Ansicht sprechen. Ich habe nun nach mehreren misslunge-

in Abrede und wohl mit Recht, da zum Durchbrechen der wenn auch nicht mehr ihre ursprüngliche Festigkeit besitzenden Wände eine Kraft gehört, die nach allem den Rhizoiden schwerlich innewohnen dürfte. Anders steht es mit der in Fig. 5 dargestellten Situation. Ein Rhizoidenast hat sich zwischen 2 Tracheiden gedrängt und hebt nun die Wand der einen wie ein zwischengeschobener Keil ab. In diesem Falle ist die Verbindung zwischen den Zellen bereits so gelockert, dass die Zellwände unschwer nachgeben.

Die glatten Löcher rühren nun von den schon mehrfach erwähnten Organismen her, von denen die faulen Stümpfe bekanntlich wimmeln. Die Ränder der Löcher, welche sie durch die Zellwände bohren, sind glatt und scharf; namentlich bringen Pilzhyphen solche hervor. Diese Löcher sind oft so zahlreich und so dicht bei einander, dass die Rhizoiden diese bequemen Durchgänge begreiflicherweise gern benutzen, wenn sie auch manchmal sehr eng sind. Haben sie dann nach Überwindung des beengenden Loches wieder freien Raum im Lumen der Tracheide, dann dehnt sich der Faden wieder zu seiner ursprünglichen Dicke aus.

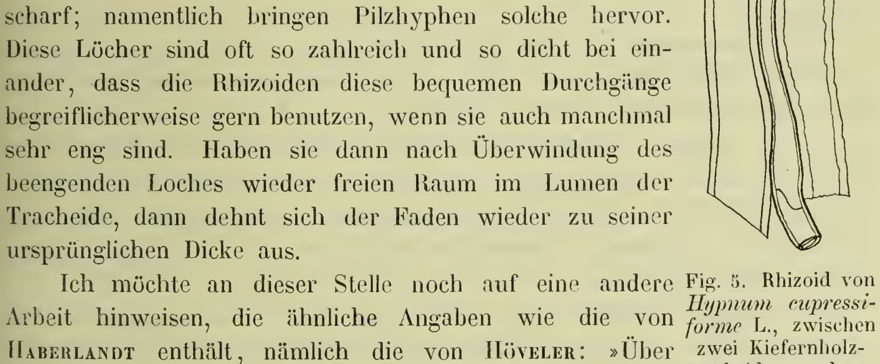


Fig. 5. Rhizoid von *Hypnum cupressiforme* L., zwischen zwei Kiefernholztracheiden gedrungen. 450/1.

Ich möchte an dieser Stelle noch auf eine andere Arbeit hinweisen, die ähnliche Angaben wie die von Haberlandt enthält, nämlich die von Höveler: »Über die Verteilung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen« [1]). Er schreibt den Rhizoiden die gleiche Fähigkeit, freilich weniger scharf ausgesprochen, zu wie Haberlandt; aus dem weiteren Verlaufe des Abschnittes über diesen Gegenstand geht aber hervor, dass er auch nicht auf die Thätigkeit der Pilze u. s. w. in dem Holze geachtet hat.

Innerhalb der Zellen haben die Rhizoiden ihren Platz häufig mit Algen, Pilzhyphen u. s. w. zu teilen; sie nehmen daher oft recht wunderliche Formen an. Auch durch das dichte Anschmiegen an die Wände, welches Haberlandt mit der absorbierenden Thätigkeit in Verbindung bringt, meiner Ansicht nach aber allein aus mechanischen Rück-

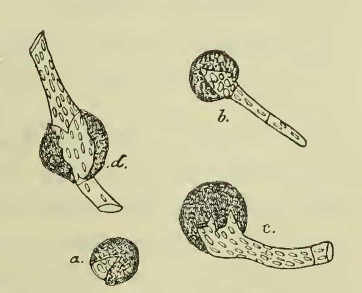


Fig. 6. Keimende Moossporen (*Funaria hygrometrica* Hedw.). 450/1.

nen Versuchen mit anderen Sporen wieder zu denen von Funaria gegriffen; einen Erfolg erzielte ich auch bei Bryum caespiticium L. Es erwies sich die Vermutung Haberlandt's als unrichtig. Das Exospor wird, wie Fig. 6 *a—d* zeigt, unregelmäßig zerrissen.

1) Pringsheims Jahrb. XXIV. p. 283—316 (7. IV.).

sichten, d. h. um einen festen Halt zu gewinnen, geschieht, werden namentlich in den Markstrahlen sonderbare Figuren hervorgebracht.

Um auch ein Beispiel für das Vorkommen von Moosen auf Laubholz zu geben, sei Brachythecium salebrosum Br. eur. auf einem Buchenstumpf angeführt. Die Rhizoiden waren in die angeschnittenen, weitlumigen Tüpfelgefäße tief hineingewachsen und hatten eine Länge bis zu 2 cm erreicht, während sonst die Rhizoiden pleurocarpischer Moose meist sehr kurz bleiben; sie ließen sich leicht unverletzt herausziehen, weil sie keine Gelegenheit gefunden hatten, in benachbarte Gefäße oder sonstige Bestandteile des Holzes zu dringen. In anderen Fällen war dies geschehen, und man konnte dann Rhizoiden in allen Teilen constatieren. Die Einzelheiten, die beim Durchgang durch die Zellwände zu beobachten sind, stimmen mit denen beim Coniferenholz überein; ich kann daher an dieser Stelle dieselben übergehen.

Die Einwirkung der Pilze und das Verhalten der Rhizoiden dazu ist auch hier wieder interessant. Ich sah z. B. an Querschnitten durch Holz von Carpinus betulus, an welchem sich seitlich Hypnum cupressiforme L. befand, wie dies bis zu einer scharf markierten Linie durch einen Pilz stark corrodiert war. Diese Linie war besonders noch durch die schwarzen Sporen des Pilzes gekennzeichnet. Die Rhizoiden waren nur bis zu dieser vorgedrungen, hatten aber die weiter nach innen liegenden Partien unberührt gelassen.

Die übrigen Erscheinungen, die Haberlandt als saprophytische Anpassungen deutet, betreffen das Vorkommen von Rhizoiden in abgestorbenen krautigen Stengeln und faulenden Blättern. Er constatierte Rhizoiden von Eurhynchium murale Milde (Rhynchostegium murale Br. eur.) in allen Gewebepartien toter Urtica-Stengel. Leider ist es mir nicht gelungen, dies Moos anders als auf Mauern und Steinen zu finden; das Vorkommen auf organischer Substanz ist etwas sehr Außergewöhnliches, wie aus der Bemerkung Limpricht's[1]) (selten an Holzwerk) hervorgeht; ich kann daher über dieses Moos direct nichts aussagen. Ich suchte analoge Vorkommnisse bei anderen und fand die Angabe Haberlandt's insofern bestätigt, als Rhizoiden in allen Teilen des toten Stengels anzutreffen waren. Aber dies war wieder nur dann der Fall, wenn die Vermoderung sehr weit vorgeschritten war, und daher gilt auch hier das vorher beim Holz Gesagte. Als Beispiel führe ich Acrocladium cuspidatum Lindb. auf faulenden Juncus-Stengeln an, welche sehr von Pilzen durchsetzt waren. In Pflanzenteilen, die noch nicht der Zerstörung durch irgend welche Organismen anheimgefallen waren, habe ich nie Rhizoiden wahrgenommen.

Auch die Beobachtungen von solchen in abgefallenen Blättern kann Haberlandt nur gemacht haben, wenn letztere stark zerstört waren, denn

1) Limpricht l. c. p. III. 230

zwischen Abfall der Blätter und Besiedelung durch Moose liegt bei dem langsamen Wachstum dieser ein Zwischenraum, der vollkommen ausreicht, um auch die widerstandsfähigsten Blätter wenigstens teilweise in Zerfall geraten zu lassen, so dass auch hierfür das vorher Gesagte zutrifft.

Die lappigen Auszweigungen der Rhizoiden von Eurhynchium praelongum Br. eur. in den Epidermiszellen von Buchenblättern lassen sich leicht als Hemmungsbildungen erklären. Die Rhizoiden des genannten Mooses sind im Durchschnitt dicker als der Höhendurchmesser der Epidermiszellen. Beim Wachstum in die Dicke werden sie sich also nur nach den Seiten ausdehnen können, wo sie Platz finden, hier also in die Ausbuchtungen der lappig gewundenen Zellen. Ebenso ist die Neigung, andere Zellen ganz auszufüllen zu deuten; die vielfachen Störungen im Weiterwachsen, welche die Rhizoiden in diesen pflanzlichen Geweben erleiden, veranlassen sie, den ihnen gerade zu Gebote stehenden Platz ganz anszunutzen. Daher denn auch die kugeligen oder knorrigen Bildungen, die an ihnen in diesen Situationen vielfach zu beobachten sind. Hätten sie die Fähigkeit, Zellwände einfach zu durchwachsen, indem sie diese auflösen, dann würde es nicht zur Ausbildung derartiger Verkrüppelungen kommen.

Abgesehen von den bisher gemachten Einwänden lassen sich noch rein äußerliche, biologische Gesichtspunkte dagegen anführen. Alle diese Moose sind durchaus nicht nur auf organische Substrate angewiesen. Von Rhynchostegium murale Br. eur. sagte ich schon, dass es nur selten anders als auf Mauern wüchse. Eurhynchium praelongum Br. eur. kommt sehr gern und in ausgezeichneter Entwickelung auf Acker- und Gartenland, besonders auf lehmigem Boden vor, Webera nutans Hedw. auf trockenem, oft recht sandigem Waldboden oder auch zwischen Sphagnum vor. Es wäre demnach sehr merkwürdig, wenn gerade diese Moose, deren hauptsächlicher Standort wo anders zu suchen ist, in diesen, fast möchte ich sagen, Ausnahmefällen saprophytische Anpassungserscheinungen zeigen sollten. Haberlandt scheint letzteres anzunehmen, da er bei ihnen von einem »Gelegenheitssaprophytismus« spricht; ich kann mich seiner Ansicht nicht anschließen.

Durchblicken wir die Reihe der sonstigen Bewohner morscher Baumstümpfe, so werden wir kaum solche finden, welche ausschließlich auf diesen angetroffen werden. So kommen Aulacomnium androgynum Schwägr. und Georgia pellucida Rabenh. auch auf Sandstein vor; Brachythecium salebrosum Br. eur., B. rutabulum Br. eur., B. velutinum Br. eur., B. reflexum Br. eur. besiedeln auch bloße Erde und Gestein jeder Art; dasselbe gilt von Plagiothecium denticulatum Br. eur., und P. curvifolium Schlieph. wie P. silesiacum Br. eur. wachsen auch auf nackter Erde, die oft wenig humusreich ist.

Ich bin der Ansicht, dass eben alle diese Formen sich den physikalischen Bedingungen dieser Standorte angepasst, und dass sie diese Eigen-

schaft vor anderen Moosen voraus haben. Bei den Sphlachnaceen, bei welchen auch ein teilweiser Saprophytismus angenommen wird, ist diese Anpassung schon zur Regel geworden, da sie immer auf Excrementen carnivorer wie herbivorer und sogar auf verrottenden Cadavern wachsen. Sie werden freilich manchmal in alten Rasen an Stellen gefunden, an denen keine Spur des einstigen organischen Substrates mehr vorhanden ist; in der Jugend jedoch ist dieses immer nachzuweisen. Es scheint demnach die Spore nur auf solchem zur Keimung zu gelangen. Das Protonema ist, wie ich an Splachnum ampullaceum L. constatieren konnte, sehr schön entwickelt und enthält viel Chlorophyll, ist also wie die beblätterte Pflanze zur Assimilation befähigt.

Nach all' dem Gesagten behält wohl Goebel[1]) recht, wenn er sagt: »Positive Anhaltspunkte (für die Aufnahme organischer Nahrung) fehlen und jedenfalls sind die genannten Formen (Georgia und Splachnum führt er als Beispiele an) im stande, in ihren chlorophyllhaltigen Organen die Kohlensäure zu zersetzen«.

In Moosrasen auf humösem Substrat sind stets massenhaft Pilzhyphen vorhanden und gelegentlich schmiegen sich diese den Rhizoiden dicht an. Dieser Umstand bewog Amann[2]) zur Annahme einer Mycorrhiza bei Laubmoosen; er führt speciell Polytrichum-Arten und Timmia austriaca Hedw. an. Die Hyphen dringen aber niemals in die Rhizoiden ein, wie Němec[3]) für einige Lebermoose nachgewiesen hat. Amann bezeichnete deshalb diese Art als »epitrophische Mycorrhiza«. Weil nur einzelne Fäden sich den Rhizoiden anlegen und kein dichter Filz wie bei höheren Gewächsen diese bedeckt, sind wir nicht berechtigt, die offenbar zufällige Erscheinung als Mycorrhiza zu deuten.

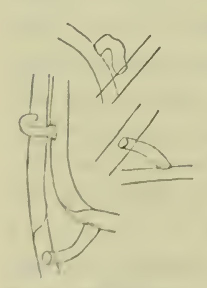


Fig. 7. Rhizoiden von *Diphyscium sessile* Lindb. mit Verwachsungen. ca. 200/1.

Die Existenz saprophytischer Moose ist somit in Frage gestellt, wenn wir nicht die eigentümlichen Verwachsungen der farblosen Rhizoiden von Buxbaumia und Diphyscium (Fig. 7) als saprophytische Anpassungen erklären wollen. Sowohl Goebel[4]) als auch Haberlandt[5]) geben solche von unseren drei Arten an und deuten sie im genannten Sinne. In der That ist die Übereinstimmung mit gleichen Bildungen an Pilzhyphen groß, und es hat ganz den Anschein, als ob diese Übereinstimmung keine nur äußerliche wäre. Die Chlorophyllarmut der Blätter scheint ebenfalls dafür zu sprechen.

1) Goebel, Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane, p. 362.

2) Amann, Deux cas de symbiose ches les Mousses. Bulletin de la Murithienne. XXVII.—XXVIII. 1898—99, p. 122.

3) Němec, Die Mycorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XVII. 1899.

4) Goebel, Archegoniatenstudien. Flora 1892. 76 Ergänz. p. 96.

5) Haberlandt, l. c. p. 480.

Entgegen steht freilich, dass auch chlorophyllreiches oberirdisches Protonema vorhanden ist und namentlich die Kapsel ein vorzügliches Assimilationssystem besitzt.

Ich komme nunmehr zur Besprechung der Moose auf grünen Pflanzenteilen und beginne mit dem von GOEBEL auf Java entdeckten, einzig bekannten epiphyllen Laubmoos, von dem ich auch eine Probe untersuchen konnte. Ich führe es nur der Vollständigkeit wegen hier an, weil es den einzig wirklich typischen Fall eines Mooses auf grünen Pflanzen darstellt und infolge der Anpassung an die Lebensweise auf Blättern eine eigentümliche Form der Rhizoiden aufweist. Von diesem Moos, welches er Ephemeropsis tjibodensis genannt hat, sagt GOEBEL[1]): »Das Protonema, welches die Zingiberaceenblätter in Form brauner Überzüge bedeckt, besteht aus kriechenden Hauptachsen. Diese besitzen (wie auch die meisten Seitenachsen), ziemlich dicke Außenwände. Die Querwände sind in allen Protonemafäden dünner als die Seitenwände, sie stehen annähernd rechtwinkelig zu ihnen, erscheinen aber oft eigentümlich verbogen. Die Hauptachsen haben zweierlei durch Stellung und Function unterschiedene seitliche Sprossungen. Die einen stehen auf dem Rücken der kriechenden Achsen und stellen die Assimilationsorgane des Protonemas dar. An ihnen entstehen auch die beblätterten Knospen und die eigentümlichen Brutknospen. Die anderen stehen zu beiden Seiten der Hauptachse, sie stellen dem Substrat dicht angeschmiegte Haftorgane dar; der Einfachheit halber seien diese, mir sonst von keinem Laubmoos bekannten Organe mit dem von WARMING eingeführten Namen »Hapteren« (Fig. 8) bezeichnet«. Die Differenzierung des Protonemas entspricht hier etwa dem der Ephemerum-Arten, die Rhizoiden aber haben infolge des Lebens auf Blättern eine erhebliche Umgestaltung erfahren, denn die sogenannten Hapteren sind nichts anderes als die freilich modificierten Rhizoiden. Ihre Achsen sind verkürzt, die Zweige stehen einander gegenüber, und auf diese Weise kommt ein handförmiges Gebilde zu stande, das dem Substrat breit aufliegt. Das Moos zeigt also durch diese eigentümlichen Haftorgane eine ausgezeichnete Anpassung an die Lebensweise auf Blättern.

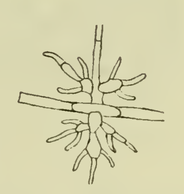


Fig. 8. »Hapteren« von *Ephemeropsis tjibodensis* Goeb nach GOEBEL.

Alle anderen Vorkommnisse von Moosen auf grünen Pflanzenteilen sind nur ausnahmsweiser Natur; besondere Anpassungserscheinungen waren daher nicht zu erwarten. Ich will deshalb nur kurz darauf eingehen. Ein

1) GOEBEL, Über epiphytische Farne und Muscineen. Annales du Jardin botan. de Buitenzorg VII. p. 66—69.

Vergl. auch:

GOEBEL, Organographie II. 1. p. 340, 342.

FLEISCHER, Diagnose von Ephemeropsis Tjibodensis Goeb. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg. XVII. p. 68—72.

Brachythecium, welches ich auf einer Orchideenknolle in einem Warmhause des hiesigen botanischen Gartens fand, bedeckte die Erde des Topfes, in welchem sich die Orchidee, eine Maxillaria, befand, und entsandte von hier aus Äste auf die Pflanze. Die Rhizoiden zeigten in ihrem Verhalten nichts besonderes; es waren hier dieselben Bedingungen gegeben wie auf glatten Rinden, nur war die stark cuticularisierte Oberfläche der Knolle noch glatter und glänzend. Es erscheint sehr merkwürdig, dass die Rhizoiden sich auf dieser halten können; zuerst war ich geneigt, ein Ankleben mit einem Secret zu vermuten, ich habe aber nichts derartiges wahrnehmen können. Die Rhizoiden zerstreuten sich sehr schnell und breiteten sich nach allen Seiten weit aus. Gelegentlich legten sie sich auch zu mehreren aneinander, so dass eine größere Fläche zum Auflegen gebildet wurde, die als Anfang einer besonderen Anpassung an eine epiphytische Lebensweise bezeichnet werden kann (Fig. 9). An den Stellen, an welchen noch Reste von dem die Knolle anfänglich umhüllenden Niederblatt vorhanden waren, krochen die Rhizoiden unter diese Fetzen (Fig. 10). Ein Angreifen der Knollenoberfläche habe ich nicht bemerkt.

Endlich will ich nun noch ein Vorkommen besprechen, das interessant und der Erwähnung wert ist, nämlich die Besiedelung von Pilzen durch Moose. Zur Verfügung stand mir Hypnum cupressiforme

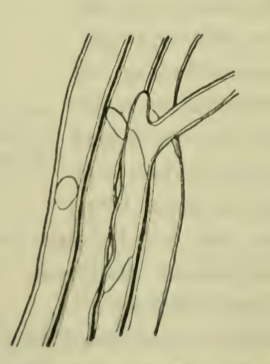


Fig. 9. Vier Rhizoiden von *Brachythecium* spec., welche sich an einander gelegt haben. $^{450}/_{1}$.

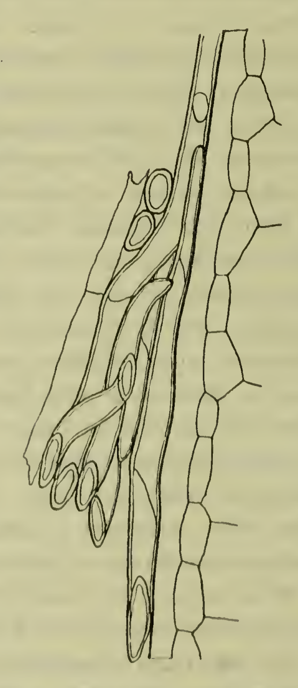


Fig. 10. Rhizoiden eines *Brachythecium* auf einer *Maxillaria*-Knolle. $^{450}/_{1}$.

L. auf Polyporus nigrescens. Überhaupt bieten nur die ausdauernden Fruchtkörper der Polyporeen den Moosen Gelegenheit, sich anzusiedeln. Die vergänglichen Hüte der Agaricineen werden schwerlich den langsam wachsenden Moosen als Substrat dienen können, da sie, ehe eine Festheftung erfolgen kann, schon zerfallen sind.

In dem erwähnten Falle waren einige Äste des Mooses auf den Fruchtkörper des Pilzes gekrochen und hatten sich hier in gewohnter Weise mit ihren Rhizoiden angeheftet; die kleinen Höckerchen der Oberfläche gaben ihnen genügend Halt. Stellenweise hatten sich die Rhizoiden verbreitert und kreisförmige bis unregelmäßig gelappte, abgeplattete Anschwellungen gebildet, um eine größere Anheftungsfläche zu erzielen. Ein Eindringen in das Innere der Fruchtkörper fand nur statt, wo dieser irgendwie verletzt war, nie durch selbständige Thätigkeit der Rhizoiden.

Gesteinsmoose.

Wohl auf keinem Substrat werden — wenigstens in den extremsten Fällen — die Rhizoiden so als Haftorgane in Anspruch genommen, wie bei den auf Gestein wachsenden Moosen. Zeigen schon die Epiphyten eine starke Inanspruchnahme ihrer Rhizoiden, so findet dies hier noch in größerem Maße statt. Jene genießen noch in einem gewissen Grade den Schutz ihrer Wirtspflanzen, diese aber sind vielfach den Unbilden des Sturmes und Regens schutzlos ausgesetzt. Dass nun bei Gesteinsmoosen die Rhizoiden mancherlei Anpassungen an den Standort in noch ausgeprägterer Form aufweisen als die ihnen sonst so ähnlich sich verhaltenden epiphytischen Moose, kann nicht wunderbar erscheinen.

Wie ähnlich sich übrigens manche Epiphyten und Steinmoose verhalten müssen, geht aus dem gemeinsamen Vorkommen von gleichen Formen auf beiden Substraten hervor. Ich will auf die Gattung Orthotrichum hinweisen, aus welcher Vertreter bekannt sind, die, wie O. saxatile Schimp., O. nudum Dicks., O. cupulatum Hoffm., O. rupestre Schleich. O. Sturmii Hornsch., auf Gestein und andere — die meisten —, die auf Bäumen etc. gefunden werden. Einige Arten wachsen auf beiden Substraten, freilich oft mit Bevorzugung des einen. Beispiele hierfür sind O. anomalum Hedw., das man meist auf Granit, und O. affine Schrad. und leiocarpum Br. eur., die man mehr an Bäumen findet. Am wenigsten wählerisch sind O. diaphanum Schrad. und O. speciosum Nees, die gleich häufig auf Holz und Gestein leben; ersteres geht nach Limpricht sogar auf alte Eisengitter, was übrigens öfter vorkommt. So constatierte ich beispielsweise, dass das in Australien heimische und in den Warmhäusern des hiesigen botanischen Gartens eingebürgerte Hypopterygium Mülleri, welches sonst an Baumfarnen reichlich wuchert, auch auf Eisengitter übergegangen ist. Die hier in seiner Gesellschaft wachsenden Erdmoose Fissidens adiantoides Hedw. und F. bryoides Hedw. lassen vermuten, dass zuerst die in den Gitterritzen angesammelte Erde von ihnen besiedelt worden ist; alle drei Formen sind aber von hier aus auch auf das nackte Eisengitter hinübergeraten und finden augenscheinlich ihre Lebensbedingungen daselbst, zumal sie von stets feuchter Luft umgeben sind; ihr Aussehen lässt darauf schließen. Dies

eigenartige Vorkommen scheint mir nicht unwichtig für die Beurteilung der Rhizoiden als Haftorgane zu sein.

Zu den Moosen, die sowohl auf Gestein als auch auf Holz zu finden sind, gehört noch Grimmia pulvinata Smith., welche ich in der Umgebung Berlins häufig auf dürren Plankenzäunen in Gesellschaft von Flechten antraf.

Die Felsenmoose κατ' ἐξοχήν sind die Andreaeaceen, weil sie erstens ausschließlich auf Gestein wachsen und zweitens das härteste — sie kommen nie auf Kalk vor — und die exponiertesten Lagen bevorzugen. Sie gedeihen am besten an den Nordseiten freigelegener Granitfelsen der Hügel- bis Hochalpenregion und erreichen hier oft eine beträchtliche Ausdehnung der Rasen. So bedeckt Andreaea petrophila Ehrh. die Granitblöcke im Riesengebirge oft in solcher Menge, dass sie aus der Ferne wie mit schwarzen Pünktchen übersät erscheinen. In der Ebene dagegen, wo das Moos bisweilen auf erratischem Gestein erscheint, bleiben die Rasen winzig und sind nur bei Regenwetter deutlich zu erkennen, wie ich an Blöcken der ostmärkischen Moränenlandschaft zu beobachten Gelegenheit hatte.

Was nun das Verhalten der Rhizoiden der Andreaeen betrifft, so finden sich darüber in der Litteratur manche Angaben. Limpricht[1]) macht dazu folgende Bemerkung: »Rhizoiden nur am Grunde, oft bandartig verbreitert und als Haftorgane dem Gestein sich dicht anschmiegend.« Eingehender ist schon vorher Kühn[2]) darauf eingegangen. Bekanntlich ist das Protonema bei Andreaea sowohl fädig als auch flächenartig ausgebildet, und diese Combination stellt eine vortreffliche Anpassung an das Leben auf Gestein dar. Der sich eng an das Substrat schmiegende Thallus wird noch mehr befestigt durch die bandartigen Ausläufer und Fäden, die sich an ihm befinden. Die jungen, an dem Thallus entstehenden Pflänzchen finden genügenden Halt an diesem. Werden sie nun aber größer, so genügt dieses Haftorgan nicht mehr, und es werden Rhizoiden am Grunde der Stämmchen gebildet, welche die Function der Anheftung übernehmen.

Sehr anschaulich schildert Kühn diese Verhältnisse mit folgenden Worten: »Sich vielfach verzweigend, verschlingen sich die Rhizoiden mit dem Protonema zu unentwirrbaren Räschen und senken sich endlich auf das Gestein nieder. Die weißlichen, dicht mit körnigem Plasma gefüllten Enden breiten sich auf der Unterlage aus und schmiegen sich so fest an, dass sie, wenn endlich die Verhärtung eingetreten, ohne zu zerreißen, kaum loszulösen sind. Wie die Vorkeime für die jugendlichen Pflänzchen, so sind die Rhizoiden für die ausgewachsenen Polster Haftorgane auf dem steinigen Grunde«.

1) Limpricht, l. c. p. 136.

2) Emil Kühn, Zur Entwickelungsgeschichte der Andreaeaceen. Mitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Botanik von Schenk und Luerssen. Bd. 1, 1870, p. 13 und 14.

Noch weiter geht die Anpassung, indem die Zellen der fädigen Rhizoiden sich später der Länge nach teilen können und so gewissermaßen eine Wiederholung des Vorkeims darstellen (Fig. 11).

Auch die Außenwände der Rhizoiden reagieren auf die erhöhte Inanspruchnahme; sie sind so stark verdickt, wie ich es nur noch in einem später zu besprechenden Falle kenne.

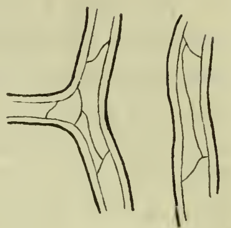


Fig. 11. Zwei Rhizoidenstücke von *Andreaea petrophila* Ehrh. mit Längsteilungen. $^{450}/_{1}$.

Während die Rasen der Andreaeen nicht sehr dicht zusammenschließen, weist der folgende Typus, der durch die Grimmia-Arten repräsentiert wird, ein anderes Verhalten. Die Stämmchen bleiben meist gleichfalls niedrig, drängen sich aber so eng und lückenlos an einander, dass eine dichte Polsterform zu stande kommt. Die Rhizoiden stehen gleichfalls wie bei den Andreaeen meist nur am Grunde, aber durch Verflechtung der Fäden aller Einzelpflänzchen wird eine Gesamtwirkung erzielt, welche die Festigkeit jedes einzelnen Rhizoids nicht allzu sehr in Anspruch nimmt. Wir finden daher kaum erhebliche Verstärkungen der Wände. Hierher gehören noch die steinbewohnenden Orthotricha, Dicranoweisia crispula Lindb., die Gymnostomum-, Gyroweisia- und Rhabdoweisia-Arten der Gebirge u. s. w.; dem Typus, der durch Andreaea gekennzeichnet ist, sind vielleicht zuzurechnen die Schistidium-Arten, soweit sie nicht unter Wasser wachsen, ferner Hedwigia albicans Lindb. und einige Racomitrien. Ich sage »vielleicht«, denn die Ähnlichkeit liegt nur in der lockeren Wachstumsweise, nicht aber in der Anpassung der Rhizoiden. Da nämlich die eben erwähnten Moose meist an weit geschützteren Stellen vorkommen, so zeigen sie auch nicht die Anpassungseigentümlichkeiten der Andreaea-Rhizoiden, die möglicherweise bei dieser Gattung schon die Bedeutung eines charakteristischen Merkmals erlangt haben.

Ein Zusammenschluss zu Rasen, mögen sie auch wie bei Andreaea nur locker sein, scheint selbst bei Moosen von so geringer Größe ein unumgängliches Erfordernis zu sein zur Fixierung an ihrem Standorte.

Fig. 12. Rhizoidenstücke von *Brachydontium trichodes* Bruch.

Nur ganz winzige Pflänzchen wie die Seligeria-Arten und Brachydontium trichodes Bruch. vermögen sich als Einzelindividuen zu halten. Ich hatte Gelegenheit, letzteres an einem Granitblocke am Weißwasser im Riesengebirge zu beobachten. Ferner stand mir für die Untersuchung sehr günstiges Material davon zur Verfügung, welches von Wälde an Sandsteinfelsen bei Freudenstadt in Württemberg gesammelt worden war. Die nur wenige Millimeter großen Pflänzchen bedecken herdenweise das Substrat; sie besitzen an ihrem

Grunde wenige, aber sehr kräftige, stark gebräunte und verdickte Rhizoiden. Die vorstehende Skizze (Fig. 12) veranschaulicht das Verhältnis von Wand zu Lumen bei diesen. Selbst so winzige Gebilde, wie die ebengenannten, müssen festgebaute Haftorgane entwickeln, um ihren Standort zu behaupten, wenn sie nicht Rasen bilden.

Die Zahl der acrocarpischen Gesteinsmoose ist natürlich noch viel größer, als ich angegeben habe, sie fallen aber entweder unter die beiden genannten Typen oder bewohnen Felsspalten, die mit Humus ausgefüllt sind, wie Cynodontium und ähnliche, und verhalten sich dann wie Erdmoose, oder geschützte Gesteinstrümmer und bilden dann oft gar keine Rhizoiden aus. So fand ich beispielsweise Racomitrium canescens Brid. in einer rhizoidenlosen Form im Riesengrunde des Riesengebirges auf Felstrümmern unter jungen Fichten.

Sehen wir uns nun nach pleurocarpischen Gesteinsmoosen um, so finden wir ebenfalls eine große Reihe von Vertretern; vergebens werden wir jedoch an sehr exponierten Stellen nach ihnen suchen. Sie bevorzugen geschützte Partien, seien es nun Felsspalten, Vertiefungen, Gerölle oder auch von anderen Pflanzen überwachsene und dadurch Schutz bietende Standorte. Demgemäß bestehen auch hier keinerlei Anpassungen der Rhizoiden; es kommt vielmehr häufig gar nicht zur Ausbildung solcher, wie ich in einem späteren Capitel ausführen werde.

In anderen Fällen ist folgendes zu bemerken: Kleine, feinrasige und kriechende Formen mit schlaffem Stengel, die sich selten zu umfangreichen Rasen zusammenschließen, besitzen noch verhältnismäßig zahlreiche Rhizoiden, besonders wenn sie, wie es häufig bei den hierher gehörigen Moosen der Fall ist, an senkrechten, abschüssigen oder isolierten Stellen wachsen. Hierher gehören Leskea catenulata Mitt., Anomodon-Arten, Pterogonium gracile Swartz, Pterigynandrum filiforme Hedw., Lescuraea saxicola Mol., Ptychodium-Arten u. a.

Auch die auf Steinen wachsenden Amblystegien gehören hierher. Sie überspinnen an feuchten Orten Gesteine mit ihren dünnen, oft haarfeinen (Amblystegium confervoides Br. eur. und A. Sprucei Br. eur.) Stengeln und ermöglichen dies mit Hilfe büschelartig auftretender Rhizoiden. Reichlich »bewurzelt« sind ferner Rhynchostegium murale Br. eur. und Rhynchostegiella tenella Limpr., die auf Mauern wachsen und hier natürlich der Haftorgane bedürfen.

Es giebt nun eine Anzahl von Moosen, die nicht immer auf Steinen vorkommen, sondern auch alle möglichen anderen Substrate bewohnen. Wie zu erwarten war, mussten diese Moose besonders interessante Aufschlüsse über die Eigentümlichkeiten der Gesteinsmoose in Bezug auf ihre Rhizoiden verglichen mit denen auf anderen Substraten liefern. Das zeigt nun thatsächlich das Beispiel eines unserer gewöhnlichsten Moose, des bereits mehrfach erwähnten Hypnum cupressiforme L. Wie wenig

wählerisch diese Art ist, sehen wir an dem verschiedenen Vorkommen; es findet sich auf Sandboden, auf mehr oder weniger humöser Erde, es tritt als Epiphyt auf jeder Baumart mit noch so verschiedenen Rinden auf, bewohnt Baumstümpfe und Holzplanken, Stroh-, Schindel- und sonstige Dächer und verschmäht endlich keine Art von Gestein.

Untersuchen wir nun das Verhalten seiner Rhizoiden auf diesen verschiedenen Substraten. Auf Sandboden hat es die langen, weit in die Unterlage dringenden Rhizoiden, die den Sandbewohnern eigen sind. Diese sind hier sehr von nöten, wie vorher dargethan wurde, da das Moos sonst beständig von seinem Platze weggeweht würde. Durch innige Verwachsung der Spitzen der Quarzkörnchen wird eine Fixierung der Pflänzchen bewirkt, was in beträchtlicher Tiefe geschehen muss, da andernfalls dieser Zweck nicht erreicht würde.

Ähnlich verhält sich unser Moos auf gewöhnlicher Erde an freien Stellen, nur sind hier die Rhizoiden viel kürzer als im vorigen Falle. An geschützten Localitäten dagegen, z. B. wenn es mit den gewöhnlichen Moosen des Kiefernwaldes einen Teil der Bodendecke bildet, unterbleibt die Ausbildung der Rhizoiden aus später zu erörternden Gründen.

Dass auf Bäumen lebende Formen solche erzeugen müssen, ist nach dem eingangs Gesagten klar; ebenso werden auf Dächern und Holzplanken stets solche hervorgebracht werden müssen, da sich die Moose dort sonst nicht zu halten vermöchten.

Dasselbe ist natürlich nun auch der Fall bei Formen von Hypnum cupressiforme L., welche auf Steinen leben, und zwar werden die Rhizoiden je nach Beschaffenheit des Gesteins angelegt. Auf glatten Flächen, die wenig Anhalt zum Befestigen geben, verbreiten sie sich nach allen Seiten, um Anheftungspunkte zu suchen, an rauheren dagegen bleiben sie mehr zusammen, da schon auf kleinem Raum die genügende Anzahl solcher Punkte vorhanden sind, ein Verhalten, das dem auf Baumrinden vollkommen analog ist.

Wir sehen also, dass die Ausbildung der Rhizoiden ganz und gar abhängig ist von der Inanspruchnahme als Haftorgane.

Zu den pleurocarpischen gesteinbewohnenden Moosen unserer Ebene gehören noch Isothecium myurum Brid., Leucodon sciuroides Schwägr., Antitricha curtipendula Brid., Pterigynandrum filiforme Hedw., Pyleisia polyantha Br. eur., Homalothecium sericeum Br. eur. und Brachythecium populeum Br. eur.; sie sind jedoch nicht ausgesprochene Gesteinsbewohner, sondern kommen sämtlich, z. T. mit Vorliebe, auf Bäumen vor. Sie besitzen deshalb die den Bewohnern dieser beiden Substrate eigentümliche Neigung zur Rhizoidenbildung. Nur wenn die Rasen eine gewisse Mächtigkeit erlangt haben, was nur auf erratischen Blöcken in sehr geschützter Lage eintritt, besonders wenn sich allerhand pflanzlicher Detritus zwischen ihnen ansammelt, dann sind die Rhizoiden schwach entwickelt oder fehlen ganz (Antitrichia).

Was nun das Verhalten der Rhizoiden dem Gestein gegenüber betrifft, so ist dies schon oft der Gegenstand eingehender Erörterungen gewesen. Man ist geneigt, den schwachen Fäden eine active Zerstörungsthätigkeit zuzuschreiben. Am besten wird dies eine Stelle aus PFEFFER's Pflanzenphysiologie [1]) illustrieren. Es heißt dort: »Die Rhizoiden der Moose drängen sich fort und fort zwischen die mit Hilfe ihrer eigenen Thätigkeit aufgelockerten Gesteinspartikel.« Um näheren Anschluss über die hier angedeutete Wirksamkeit zu erlangen, durchsah ich die an derselben Stelle verzeichnete Litteratur und fand dort in einer gleichfalls von PFEFFER [2]) herrührenden Arbeit, in welcher zu diesem Punkt gesagt wird: »Die feinen, wurzelartigen Fäden dringen in jedes kleinste Spältchen, das sie recognoscierend-herumkriechend finden. Ihre mechanische Thätigkeit, schon begünstigt durch stetige Verwitterung des Gesteines, findet auch durch chemische Einflüsse Unterstützung. Die feinen Fäden scheiden Kohlensäure aus oder wirken wohl auch durch einen die Zellwände durchdringenden, sauren Zellsaft lösend auf ihre Unterlage«.

Nach PFEFFER's Ansicht findet also eine active Zerstörung der Gesteine durch die Laubmoosrhizoiden statt, und zwar mechanisch und chemisch. Zur ersteren ist zu bemerken, dass die Wahrscheinlichkeit dafür außerordentlich gering ist. Wie vermöchten so winzige Fäden Gesteine zu sprengen wie die Wurzeln höherer Pflanzen! Und sollte wirklich durch die nachträgliche Erstarkung eines Rhizoids ein minutiöses Körnchen abgebröckelt werden, so muss dies schon sehr lose gesessen haben. Auch dürfte dies von ganz untergeordneter Bedeutung sein.

Was nun den chemischen Einfluss der Rhizoiden auf die steinige Unterlage betrifft, so habe ich niemals eine Corrosion derselben wahrnehmen können. Um hierin volle Klarheit zu erhalten, untersuchte ich Moose auf einem Gestein, das am leichtesten durch chemischen Einfluss angegriffen wird, nämlich auf Kalk von Rüdersdorf. Ich fand Folgendes: Junge, noch nicht ausgedehnte Rasen z. B. von *Schistidium apocarpum* Br. eur. saßen mit ihrer ganzen Fläche dem Substrat fest auf; unter ihnen zeigte das Gestein keinerlei Spuren von Zerstörung. Die einzelnen, nach außen verlaufenden Rhizoiden krochen dicht an ihre Unterlage gepresst über diese hin, nahmen jede Gelegenheit, einen Befestigungspunkt zu erhalten, wahr, indem sie jedes Körnchen erfassten und in jede Spalte drangen, übten aber sonst keinen schädigenden Einfluss auf das Substrat aus. Ich habe nie Spuren davon entdecken können. Es ist auch nicht gut denkbar, dass etwaige von den Rhizoiden abgeschiedene Kohlensäure gerade an den Stellen wirken sollte, wo diese bestrebt sind, sich dem Gestein lückenlos anzulegen, und von einer Secernierung sauren Zellsaftes ist nach meiner Erfahrung keine Rede.

1) 2. Aufl. I. p. 157.

2) Jahrbücher des Schweizer Alpenclubs 1867—68. IV. Jahrg. p. 462.

Größere Rasen dagegen waren nur ringsum an dem Substrat befestigt, da die peripherischen Teile stets die jüngsten sind. In der Mitte waren die Rasen vom Gestein abgehoben. Ein Gemisch von Detritus, angeflogenem Staub und abgestorbenen Teilen des Mooses befand sich zwischen dem Gestein und dem Rasen, und alles wurde durchsetzt von einem Rhizoidengewirr. Kein Faden erreichte jedoch das Gestein und haftete daran; vielmehr war dieses jetzt nicht mehr das Substrat, sondern seine Stelle hatte der eben erwähnte Detritus eingenommen. Wie kommt nun dies zu stande? Nicht die Rhizoiden haben das Gestein zerstört, sondern das in dem Rasen aufgespeicherte Wasser, welches noch dazu kohlensäurehaltig ist, hat seine Wirkung allmählich auf den Kalk ausgeübt. Die dadurch abgelösten Partikel können nicht, wie beim unbedeckten Fels, durch darüber hinströmendes Regenwasser abgespült werden, sondern werden durch die Rasen zurückgehalten, mischen sich mit abgestorbenen Moosteilen und bilden auf diese Weise ein neues Substrat auf dem alten. Die hierin liegende, außerordentliche Bedeutung für die Besiedelung der Felsen durch höhere Gewächse ist evident und bereits von früheren Beobachtern[1]) gebührend gewürdigt worden.

Auch Warming[2]) macht Angaben über die Thätigkeit der Rhizoiden auf Gestein, er sagt: »Die Rhizoiden der Moose durchbohren und zernagen sie«. Er fährt dann aber fort: »Großenteils müssen die Felsenpflanzen (auch die Moose) ihre mineralische Nahrung aus den Niederschlägen und den vom Winde auf ihnen abgesetzten Staubmassen entnehmen«. Die Unrichtigkeit des ersten Satzes geht aus dem, was oben gesagt wurde, hervor; der zweite ist jedoch richtig und erklärt sogar vollkommen das Verhalten der Rhizoiden. Da diese dem Gestein nichts direct entnehmen, sind sie allein auf die vom Felsen durch das Regenwasser heruntergespülte mineralische Nahrung, die dieses gelöst enthält, und auf den ihnen vom Winde zugeführten Staub, der stets — wenn auch in wechselnden Mengen — in der Luft vorhanden ist[3]), angewiesen. Dies genügt vollkommen für so kleine und noch dazu so langsam wachsende Gebilde, wie Andreaea- und Grimmia-Arten, selbst zur Zeit der Sporogonausbildung, da sich auch diese über einen großen Zeitraum erstreckt[4]). Interessant ist auch, dass eine ganze Anzahl von Felsmoosen, z. B. alle Andreaeen und die meisten Grimmia-Arten, im Frühjahr sporenreif sind, dass also die Entwickelung der Kapseln während des Winters vor sich gegangen ist, also in der Zeit, in welcher die Niederschläge am reichlichsten sind.

Staubansammlungen spielen im Leben dieser kleinen Pflanzen außer

1) Pfeffer l. c. und Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen. 1870. p. 135.

Göppert in Flora 1860, p. 161.

2) Warming, Pflanzengeographie, 2. Aufl., 1902, p. 225.

3) Vergl. hierzu: Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1897, I. Bd., p. 141.

4) Vergl. hierzu: Goebel in Schenk's Handbuch p. 382. Anm. 2 und 3.

als Nahrungszufuhr noch eine andere Rolle. Häufig sind sie nämlich so stark, dass die Rasen ganz damit durchsetzt sind, und die Stämmchen oft nur mit den Spitzen daraus hervorragen. Das kann jedoch nur an geschützten Stellen geschehen, etwa wenn der Rasen in einer kleinen Gesteinsmulde sitzt. Reichliche Wasserzufuhr bindet den Staub zu einer kittartigen Masse, die bei Eintrocknen fest wird und die Einzelpflanzen zusammenhält. Jetzt zeigt sich wieder eclatant, was für eine biologische Bedeutung die Rhizoiden haben. Da sie Haftorgane sind, werden sie in diesem Falle überflüssig, und in der That verschwinden sie bei größerer Staubanhäufung fast immer vollständig.

Schon Kühn[1]) macht darauf aufmerksam, dass bei reichlicher Staubanhäufung die inneren Stämmchen der Andreaeen ohne Rhizoiden sind, nur die jungen peripherischen Teile, zwischen denen oft wenig Staub liegt und die noch dem nackten Gestein aufsitzen, können diese nicht entbehren.

Ich konnte die eben beschriebene Beobachtung außer an Racomitrium aciculare Brid. im Riesengebirge noch an Material von Grimmia commutata Hüben. machen, das Löske im Bodethal des Harzes gesammelt hatte. Nach seiner gütigen Mitteilung wächst dort das Moos auf Felsen neben der Bode, die zeitweise vom Wasser besprengt werden. Mit diesem werden Sand und sonstiger Detritus auf die Rasen gespült und lassen sich zwischen den Pflänzchen nieder. Von Jahr zu Jahr wird die Schicht höher, die unteren Teile der Stämmchen, welche noch Rhizoiden tragen, sterben ab und neue Fäden werden nicht angelegt, da die Sandansammlung den Zusammenhalt des Rasens übernommen hat. Junge, daneben wachsende Rasen zeigen einen dichten, sie fest verwebenden Filz.

Pfeffer's[2]) Ansicht, dass die Moose nur auf Detritus wachsen, und dass stets, auch in Fällen, wo solcher nicht vorhanden zu sein scheint, Spuren davon nachzuweisen wären, möchte ich widersprechen. Freilich werden sie sich leichter an solchen Stellen ansiedeln können, wo namentlich Flechten[3]) den Boden vorbereitet haben, aber unumgänglich nötig ist dies nicht. Um eine Moosspore an einem für die Keimung günstigen Orte zu fixieren, genügt ein winziger Spalt im Gestein, in welchem Wasser eine Zeit lang capillar festgehalten werden kann. Von hier aus überzieht das Protonema das nackte Gestein und hält sich mit Rhizoiden an diesem fest. Die am Protonema entstehenden beblätterten Stämmchen werden anfänglich auch noch auf freies Gestein stoßen; erst wenn die Rasen älter geworden sind, sammelt sich Detritus an.

Ich möchte endlich noch auf eine interessante Anpassung einer Form von Plagiothecium silvaticum Br. eur. an das Leben auf Steinen auf-

1) Kühn l. c. p. 14.

2) Pfeffer, Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen 1870, p. 128 (Sep.-Abdr. aus den Denkschriften der Schweiz. Naturf.-Ges.).

3) Vergl. Gottsche in Flora 1860, p. 164 und Stein, ebenda 1860, p. 193.

merksam machen. Diese Form entwickelt auf beiden Seiten der Blattrippe und am Rande der unteren Blätter purpurne Rhizoiden und wurde von Spruce[1]) als Var. phyllorhizans beschrieben. An der Thatsache wäre insofern nichts Auffallendes, als Rhizoiden aus Blättern ja öfter vorkommen, wenn nicht durch Schiffner[2]) analoge Formen bei P. pseudosilvaticum Warnst. und P. denticulatum Br. eur. und zwar wieder auf Steinen wachsend bekannt geworden wären. In diesem Falle werden also die Stengelrhizoiden in ihrer Thätigkeit unterstützt durch aus den Blättern sprossende, was natürlich zur Befestigung dieser Moose auf den Steinen in erhöhtem Maße beitragen wird.

Ich müsste jetzt die auf Gestein unter bewegtem Wasser wachsenden Laubmoose besprechen. Da aber bei diesen das Wasser gestaltend auf die Entwickelung der Rhizoiden einwirkt, will ich die hier in Betracht kommenden Formen lieber in einem besonderen, dem nächsten Capitel behandeln.

Wirkung des Wassers auf die Entwickelung der Rhizoiden.

Betrachtet man in einem raschfließenden Gebirgsbach ein Büschel vom Wasser hin und her geschleuderter Fontinalis squamosa L. und vergleicht es mit dem schwammigen Rasen eines schwimmenden Hypnum, so wird dem Beobachter ohne weiteres klar, dass es sich bei diesen beiden Moosen um eine gänzlich verschiedene Ausbildung der Rhizoiden handeln muss, dass also das Wasser hier gestaltend darauf einwirkt.

Die beiden ebengenannten Formen sind Charakterpflanzen der beiden Gruppen, welche jetzt besprochen werden müssen, nämlich zunächst der Moose in fließendem oder wenigstens bewegtem Wasser und dann der in stagnierenden Gewässern.

Die in bewegtem Wasser lebenden Moose sind immer an ein Substrat und zwar an ein solches von fester Consistenz gebunden, da sie sonst beständig ihren Standort verlieren würden. Wir finden sie entweder an Holz oder Steinen. Bezüglich ihrer Wachstumsweise lassen sich zwei Typen unterscheiden. Der erste umfasst solche Moose, deren Hauptstamm samt den Ästen frei in das Wasser ragt und von diesem hin und her beweg wird; nur der unterste Teil sitzt dem Substrat auf. Dies sind die eigentlichen flutenden Moose, deren Hauptvertreter die Fontinalis-Arten, Dicheyma falcatum Myrin und D. capillaceum Schimp., ferner Schistidium alpicola Limpr. var. rivulare Wahlenb., Octodiceras Julianum Brid. und besonders die Cinclidotus-Arten sind.

Beim zweiten Typus ist der Hauptstamm seiner ganzen Länge nach

---

1) Journ. of Botany 1880, p. 353 (nach Limpricht).

2) V. Schiffner, Nachweis einiger für die böhmische Flora neuer Bryophyten. Sitzungsberichte des deutsch. naturw. Vereins für Böhmen »Lotos« in Prag 1900. XX., p. 353—354.

oder wenigstens mit seinem größten Teile dem Substrat angeheftet. Die Äste stehen entweder aufrecht oder sie sind verlängert und fluten. Hierher gehören naturgemäß nur pleurocarpische Formen, z. B. Brachythecium rivulare Br. eur. var. cataractarum Sauter, B. plumosum Br. eur. var. aquaticum Walth. und Mol., Rhynchostegium rusciforme Br. eur., Amblystegium filicinum var. prolixum De Not., A. fallax Milde, A. fluviatile Br. eur., A. irriguum Br. eur. und die Hypnum-Arten aus dem Subgenus Hygrohypnum Lindb. (Limnobium Br. eur.).

Ein Übergang zum ersten Typus kann dadurch zu stande kommen, dass sich auch der Hauptstamm gleich den Ästen verlängert, vom Substrat entfernt und lang im Wasser flutet, und ferner dadurch, dass vom ersten Typus Dichelyma zur Wachstumsweise des zweiten neigt.

Die flutenden Moose sind ihrer allgemeinen Organisation nach bereits von Lorch[1]) eingehend behandelt worden; ich will hier nur auf folgendes



Fig. 13. *Schistidium alpicola* var. *rivulare* Wahlenb. mit Haftpolster *H.* Schwach verkl.

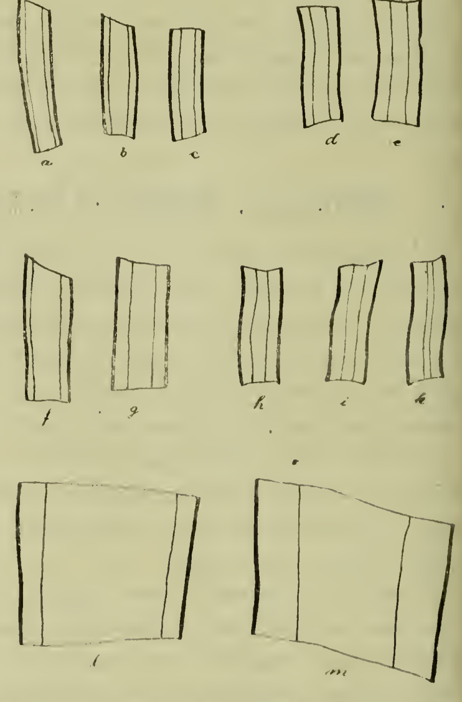


Fig. 14. Schemata zur Veranschaulichung der Wandstärke bei Rhizoiden von *Dichelyma falcatum* Myrin. *a—c*, *Fontinalis antipyretica* L. *d—e*, *F. squamosa* L. *f—k* und *Cinclidotus aquaticus* B. S. *l—m* $^{450}/_{1}$.

hinweisen. Durch das schnell hinströmende Wasser werden die Pflanzen sehr in die Länge gezogen; die unteren Teile sind meist von Blättern entblößt und diese weiter hinauf nur als Rippen erhalten oder der Länge nach zerschlitzt; besonders die der Fontinalis-Arten sind fast stets in der Kiellinie gespalten. Der Stengel ist nur dünn, aber fest. Da er lang flutet, stellt er an das Rhizoidensystem erhöhte Anforderungen. Das einzelne Stämmchen hat nur an seinem Grunde Rhizoiden, welche in bekannter

1) W. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894, p. 452.

Weise mit denen der benachbarten sich verschlingen und so ein tiefbraunes Haftpolster bilden, welches in diesem Falle besonders stark entwickelt ist (Fig. 13). Die flutenden Moose wachsen selten in ausgedehnten Rasen, meist schließen sich nur wenige Stengel, die wohl einem Protonema entstammen, zusammen und besitzen einen gemeinsamen Haftapparat, welcher eine vorzügliche Anpassung an das Leben in schnell fließenden Gewässern darstellt.

Auch die einzelnen Rhizoiden haben infolge der gesteigerten Inanspruchnahme eine erhebliche Festigung erfahren. Sie sind sehr dunkel gefärbt und die Außenwände so stark verdickt wie bei keinem anderen Moose auf den übrigen Substraten. In Fig. 14 sind einige schematische Skizzen gegeben, welche die hier herrschenden Verhältnisse zwischen Wand und Lumen erläutern sollen. Aus diesen geht hervor, dass die Verdickung der Außenwände bisweilen den Durchmesser des Lumens erreicht (*h*, *i*), ja sogar stärker als dieser sein kann (*k*). Wahrscheinlich ist die Wandstärke direct abhängig von der Schnelligkeit des fließenden Wassers und der daraus erwachsenden Anforderung, welche an die Festigkeit des Rhizoidenfadens gestellt wird. In einem und demselben Haftpolster sind verschieden stark verdickte Fäden vorhanden, was sich daraus erklärt, dass nicht alle gleichmäßig in Anspruch genommen werden.

Ferner glaube ich bemerkt zu haben, dass an den Rhizoiden derselben Species auch je nach dem Standort verschiedene Verdickungen vorkommen können. Fig. 14*a* ist nach einem Rhizoid von durchschnittlicher Stärke, das einem am Ufer des kleinen Teiches im Riesengebirge zwischen Steinen gesammelten Rasen von Dichelyma falcatum Myrin entnommen wurde, Fig. 14*c* dagegen nach einem solchen vom Ausfluss des kleinen Teiches entworfen. Letzteres zeigt eine deutliche, wenn auch nur schwache, stärkere Wandverdickung als das erstere. Auch die von Fontinalis squamosa L. stammenden Figuren 14*f*—*k* weisen sehr ungleiche Verstärkungen auf, was möglicherweise auf die verschiedene Schnelligkeit der Gewässer, in welchen sie wuchsen, zurückzuführen ist. Die zu 14*f*—*h* gehörigen Exemplare sammelte ich in einem Bächlein bei Agnetendorf im Riesengebirge, die zu 14*i* Dr. E. Bauer im Seebache bei Salnau und die zu *k* im Maderbache bei Mader, beide im Böhmerwalde. Auch an Fontinalis antipyretica L. glaube ich derartige Beobachtungen gemacht zu haben, wenigstens zeigten die Rhizoiden von Pflanzen aus einem kleinen Wiesentümpel bei Berlin im Durchschnitt dünnere Wände (*d*) als die von solchen, welche zwischen Steinen am brandenden Ufer eines größeren Sees in der östlichen Mark gewachsen waren (*e*). Es würde jedoch noch einer viel größeren Reihe von Untersuchungen und Beobachtungen von weit mehr Standorten bedürfen, man ehe in diesem Punkte zu einem abschließenden Urteile gelangen könnte. Zweifellos werden sich hierbei noch mancherlei interessante Thatsachen ergeben.

Abgesehen von den Wandverdickungen sind auch die Rhizoiden selbst sehr kräftig entwickelt und im allgemeinen stärker als die anderer Moose, besonders aber ist dies der Fall bei Cinclidotus-Arten, welche die stärksten Rhizoiden besitzen, die es nach meiner Erfahrung überhaupt giebt. Wie aus Fig. 14 *l*, *m* hervorgeht, sind sie etwa drei- bis viermal so stark, wie die ohnehin schon nicht dünnen Rhizoiden der übrigen flutenden Moose. Diese Erscheinung findet einigermaßen eine Erklärung darin, dass die Cinclidotus-Arten ausschließlich Bewohner fließender und zwar vorwiegend sehr reißender Gewässer sind.

Die Moose des zweiten Typus zeigen ihrer ganz anderen Wachstumsweise zufolge keine der eben besprochenen Anpassungen. Da sich die Anheftungspunkte über eine größere Fläche des Stengels verteilen, so ist eine besondere Entwickelung der Haftorgane nicht erforderlich. Die Wände sind normal oder nicht erheblich verdickt, ja die Zahl der Rhizoiden nicht einmal sehr zahlreich. Das Verhalten entspricht im ganzen etwa dem der Gesteinsmoose. Man findet deshalb auch bei Limpricht in der Beschreibung dieser Formen meist die Bemerkung »schwach wurzelnd«, da die Rhizoiden im Vergleich zu denen des vorigen Typus wenig auffallen. Auch hier ergiebt sich wieder eine Bestätigung der Behauptung, dass die Rhizoiden in erster Linie Haftorgane sind.

Zum gleichen Resultat führt auch die Betrachtung der in unbewegtem Wasser lebenden Moose. Diese sind nicht an ein Substrat gebunden; sie können solches bewohnen wie z. B. Fontinalis antipyretica L., welche am liebsten an Wurzeln u. s w. wächst, aber die Mehrzahl schwimmt frei im Wasser. Auch die eben erwähnte Form kommt in schwammigen, schwimmenden Rasen zwischen Carex-Blüten auf sehr nassen Wiesen vor. Da sie nirgends angeheftet ist, so fehlen die Rhizoiden; die Ausbildung besonderer Haftorgane wird überflüssig. Wie Fontinalis zeigen auch alle übrigen frei im Wasser schwebenden Moose diese Eigenschaft; es gehören hierher: Hypnum giganteum Schimp., H. Wilsoni Schimp., H. Kneiffii Schimp., H. fluitans L., H. pseudofluitans Sanio und Scorpidium scorpioides Limpr.

Auch wenn acrocarpische Sumpfmoose ins Wasser geraten, bilden sie keine Rhizoiden aus; die Meesea-Arten, Paludella squarrosa Brid. und Aulacomnium palustre Schwägr. verlieren sogar ihren Stengelfilz. Da dieser aber keine mechanische Function besitzt, so soll davon in einem besonderen Capitel näher die Rede sein.

Ein weiteres Beispiel stellt das Resultat eines bereits von Meyen ausgeführten und l. c. beschriebenen Experimentes dar, das leicht anzustellen ist. Lässt man Moossporen — ich nahm wieder solche von Funaria — das eine Mal auf feuchtem Sand, das andere Mal auf reinem Wasser auskeimen, so entwickeln sich aus den ersteren entweder vorwiegend oder mit dem grünen Protonema gleichen Schritt haltend Rhizoiden; im zweiten Falle

dagegen unterbleibt die Entwickelung derselben, und es schwimmt nur grünes Fadengewirre auf dem Wasser.

Dass es sich in allen diesen Fällen wirklich um ein Ausbleiben der Entwickelung von Haftorganen handelt, beweist der Umstand, dass die vorher erwähnten Formen, wenn sie als einzelne Pflänzchen ans Ufer oder auf Steine, Äste und dergleichen geraten, stets Rhizoiden entwickeln, um sich damit festzusetzen. So kenne ich Hypnum fluitans L. und H. Kneiffii Schimp. vielfach mit Rhizoiden in solcher Lage; sogar H. trifarium Web. et Mohr fand ich einmal fest an einen Erlenast geheftet, während es im freien Wasser ohne Substrat stets auch ohne Rhizoiden ist.

Stengelfilzige Moose.

Auf die Bedeutung des sogenannten Stengelfilzes für die Moose, welche damit ausgerüstet sind, ist bereits von Oltmanns[1]) ausführlich aufmerksam gemacht worden; ich kann daher nur noch einige ergänzende Zusätze dazu geben, besonders aber will ich die hier herrschenden Verhältnisse durch Figuren erläutern.

Der Filz bedeckt die Stengel der Moospflanzen oft bis in die Spitzen hinein (Fig. 15) und erreicht bisweilen eine Mächtigkeit, dass er den Durchmesser derselben oft um das Doppelte übertrifft (Fig. 16). Er wird von einer Art von modificierten Rhizoiden, den Radiculae tomentosae Hedwig's oder Racines aériennes ou adventives Schimper's ex parte gebildet.



Fig. 15. Stämmchen von *Dicranum undulatum* Ehrh. mit Rhizoidenfilz. Nat. Gr.

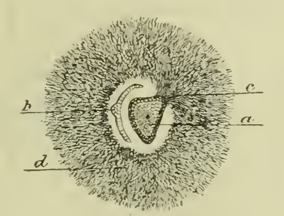


Fig. 16. Querschnitt durch einen Stengel von *Dicranum undulatum* Ehrh. mit Rhizoidenfilz. *a* Stengel, *b* Blattquerschnitt. Bei *c* entspringt ein Fadenbüschel, *d* Filzmantel. $^{18}/_1$.

In ihren Hauptachsen und stärkeren Nebenachsen gleichen diese vollkommen normalen Haftrhizoiden; die Querwände stehen schräg und die Seitenäste setzen sich spitzwinklig an die Achsen höherer Ordnung an. Je feiner nun die Auszweigungen werden, desto steiler werden die Querwände und

1) Oltmanns, Über die Wasserbewegung in der Moorpflanze. (Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen IV. 1, p. 18 ff.

desto größer die Winkel, unter denen die Äste abgehen, bis schließlich in den Endauszweigungen die Querwände vollkommen senkrecht stehen und die letzten Äste fast im rechten Winkel angelegt werden (Fig. 17). Die Verzweigung geht viel weiter als bei den Haftrhizoiden und die Verästelungen sind viel feiner.

Ihren Ursprung nehmen die einzelnen Fadensysteme meist am Stengel in Büscheln, besonders in der Nähe der Blattbasen oder

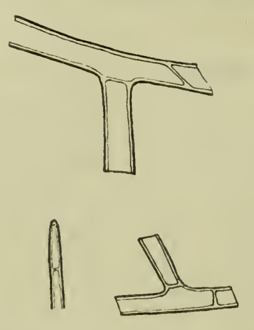


Fig. 17. Rhizoidenstücke aus dem Stengelfilz von *Paludella squarrosa* Ehrh. $^{450}/_1$.

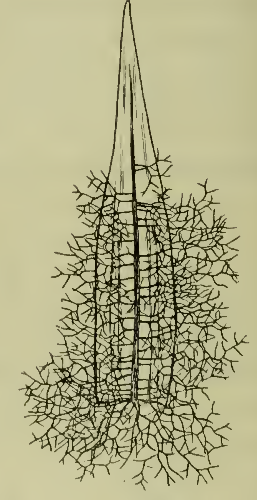


Fig. 18. Blatt von *Hypnum stramineum* Dicks. mit Rhizoidenfilz aus dem Rücken der Rippe.

auch aus diesen, bei Camptothecium nitens Schimp. auch aus dem Rücken der Blattrippe in zwei Reihen, die einander gegenüber stehen (Fig. 18).



Fig. 19. Rhizoid aus dem Stengelfilz von *Paludella squarrosa* Ehrh. $^{60}/_1$.

Es ist erklärlich, dass durch das Zusammenwirken der vielen Fäden ein außerordentlich dichtmaschiges Vließ entsteht, das unendlich viele Capillarräume enthält. Als besonders glücklich erscheinen mir für das Zustandekommen desselben die rechtwinklig abstehenden Äste, welche dem einzelnen System ein eckiges, starres Aussehen verleihen (Fig. 19); sie ermöglichen ein weites Ausbreiten der Fäden nach allen Seiten und ein leichtes, gegenseitiges Durchdringen. Schiefwinklig verlaufende Äste würden alle mehr nach denselben Richtungen verlaufen und sich nicht so innig durchwachsen. Derselbe Zweck wird auch durch einen vom eben erwähnten gewöhnlichen, durch Paludella squarrosa Brid. repräsentierten Typus abweichenden Aufbau erreicht, der bei Dicranum undulatum Ehrh. vorkommt. Hier stehen die Äste wenig scharf ab, sind aber wie die Hauptfäden stark geschlängelt (Fig. 20). Äußerlich unterscheiden sich die auf beide Arten zu stande gekommenen Filzformen gar nicht. Die Farbe ist gewöhnlich heller oder dunkler braun, seltener weiß (Dicranum). Im letzteren Falle sind die Fäden oft stellenweise durch zahlreiche Chloroplasten grün gefärbt.

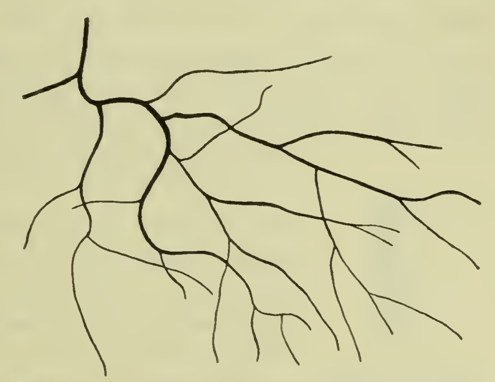


Fig. 20. Rhizoid aus dem Stengelfilz von *Dicranum undulatum* Ehrh. $^{60}/_{1}$.

Die mit Rhizoidenfilz versehenen Moose zerfallen nach ihrem Standort in zwei Gruppen. Die der ersten angehörenden wenigen Formen sind häufige Bestandteile der Bodendecke des trockenen Kiefernwaldes, also Xerophyten, nämlich Dicranum undulatum Ehrh., D. scoparium Hedw. zum Teil und D. spurium Hedw. Die zweite dagegen enthält eine viel größere Zahl von Arten; die meisten aus den tiefen Moossümpfen unserer norddeutschen Ebene gehören hierher, wie Paludella squarrosa Brid., Meesea-Arten, Bryum bimum Schreb., B. pseudotriquetrum Schwägr., Mnium affine Bland. var. elatum Lindb., M. punctatum Hedw. var. elatum Schimp., Cinclidium stygium Swartz, Philonotis fontana Brid., Camptothecium nitens Schimp., Thuidium Blandowii Br. eur., Amblystegium filicinum De Not, Dicranum Bonjeani De Not., D. Bergeri Bland. u. a.

Der Stengelfilz ist eine xerophytische Einrichtung. Die auf dem trockenen Waldboden wachsenden Dicranum-Arten bedürfen, da sie sonst keine derartigen Organe besitzen, eines Wasserspeichers, und dieser wird durch den Filz dargestellt. Gleichzeitig wirkt er aber auch verteilend, indem durch die zusammenhängenden Capillaren das Wasser überall hin

verbreitet wird. Die in Gesellschaft der eben genannten Moose wachsenden Waldhypneen (Hylocomium Schreberi De Not., Scleropodium purum Limpr.) besitzen als Ersatz dafür, wie Oltmanns gezeigt hat, ein durch die Blätter gebildetes Capillarensystem oder Paraphyllienfilz (Hylocomium splendens Br. eur.).

Eigentümlich will zunächst erscheinen, dass diese xerophytische Einrichtung auch Sumpfmoosen zukommt. Da diese aber weite und durch sonstigen Pflanzenwuchs wenig geschützte Flächen bedecken, so kann der Wind ungehindert über sie wegfegen. Die oberen Teile werden schnell austrocknen und würden, wenn nicht der bis fast in die Spitzen hineinreichende Filz beständig mit Wasser gesättigt wäre und für neue Zuleitung von unten her gesorgt würde, nicht wieder turgescent werden. Es findet hier also ein regelrechtes Zuströmen von unten nach oben statt, nicht eine bloße Speicherung des Wassers, wie Lorch[1]) annimmt.

Auch für die Sumpfmoose gilt in Bezug auf Gestalt und Lage der Blätter zum Stengel das, was bei den Formen aus dem Kiefernwalde gesagt wurde, nur sind hier die Verhältnisse mannigfacher. Arten mit sparrig abstehender Beblätterung besitzen den stärksten Filz, z. B. Paludella (Fig. 21). Schon schwächer wird er bei aufrechten Blättern (Camptothecium) und bei den zwischen ihnen wachsenden Hypnum-Arten mit kreisförmig gekrümmten, dem Stengel anliegenden und auf diese Weise ein Capillarsystem bildenden Blättern fehlt er vollständig (H. vernicosum Lindb., H. intermedium Lindb.); dass die mit ihnen gleichfalls vergesellschafteten Sphagnum-Arten keinen solchen besitzen, ist nach ihrer ganzen Organisation ohne weiteres klar.



Fig. 21. Stengelstück von *Paludella squarrosa* Ehrh. 7/1.

Es ergiebt sich also, dass es in allen Fällen darauf ankommt, Wasser festzuhalten und weiterzubefördern; ob dies nun durch die Blätter geschieht oder durch den Filz ist an und für sich gleichgültig. Gewöhnlich schließt eins das andere aus, doch kommen hierbei auch Übergänge vor, indem sich beide zu gemeinsamer Wirkung zusammenthun (Amblystegium filicinum De Not.). Auch Paraphyllien können sich daran beteiligen (bei der eben genannten Form und Thuidium Blandowii Br. eur.).

Dass es sich in der That nur um Verfolgung dieses Principes handelt, will ich noch an einigen interessanten Beispielen erläutern. Aulacomnium palustre Schwägr. besitzt in der gewöhnlichen Sumpfform einen ziemlich entwickelten Filz; seine Blätter stehen aufrecht ab. Eine Var. imbricatum Br. eur. dieses Mooses hat kappenförmige, dem Stengel anliegende Blätter und viel schwächeren, in den Blattachseln verbogenen Filz; sie ähnelt in beider Beziehung dem alpinen und nordischen Aulacomnium

1) l. c. p. 464.

turgidum Schwägr. Gerät nun das Moos ins Wasser und schwimmt in untergetauchten Rasen, dann verliert es den Rhizoidenfilz bis auf Spuren oder ganz und die Blätter stehen ab und treten weit auseinander (var. submersum Sanio). Dasselbe constatierte ich an Pflanzen in den Gewächshäusern des botanischen Gartens, wohin das Moos mit Sphagnum verschleppt ist; in der mit Wasserdampf gesättigten, warmen Luft verhalten sich die Sprosse wie im Wasser und verlieren allmählich ihren Rhizoidenfilz und die Blätter stehen weit ab.



Fig. 22. Stämmchen von *Mnium affine* Bland., Waldbodenform. Schwach verkl.

Ein ferneres Beispiel ist Mnium affine Bland. Die plagiotropen Sprosse der Normalform des Laubwaldes kriechen am Boden hin, erheben sich im Bogen, legen sich wieder dem Boden an u. s. w. (Fig. 22). An den Stellen, wo der Stengel mit dem Substrat in Berührung kommt, bilden sich Haftrhizoiden; Stengelfilz ist nicht vorhanden. Er ist auch nicht erforderlich, da die durcheinander gewirrten, dichten Rasen als Wasserspeicher fungieren und außerdem durch den Schutz des Laubwaldes die Verdunstung herabgesetzt wird.

Anders steht es mit der var. elatum Lindb. des Sumpfes. Aus den angeführten Gründen ist hier der Rhizoidenfilz nötig und bedeckt den orthotropen Stengel weit hinauf (Fig. 23). Gerät aber diese Form unter andere Sumpfpflanzen, so dass das Moos von ihnen dadurch Schutz empfängt, dass es kein Austrocknen zu befürchten hat, sondern stets von feuchter Luft umgeben ist, dann unterbleibt auch hier die Ausbildung eines Filzes. Ich beobachtete diese Erscheinung im Grunewald bei Berlin, wo die Form zwischen hohen, dichtstehenden Carex-Halmen wächst.

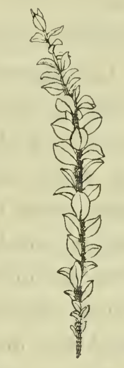


Fig. 23. Stämmchen von *Mnium affine* var. *elatum* Lind. Schwach verkl.

Erwähnen will ich endlich noch, dass auch Paludella mir in einer schlaffen Wasserform mit nur schwach entwickeltem Stengelfilz bekannt ist.

In allen diesen Fällen haben also die Rhizoiden eine andere Function übernommen als die der Festheftung der Pflanzen; sie haben jedoch infolge dessen eine weitgehende Umgestaltung erfahren. Dem neuen Zwecke genügen sie durch reichlichere Verzweigung, durch senkrecht abstehende und schließlich sehr fein werdende Äste oder seltener durch Verkrümmungen der Fäden, wodurch die Bildung eines dichten Filzes hervorgerufen wird. Als mechanische Leistung des letzteren könnte man vielleicht einen bisweilen herbeigeführten Zusammenschluss benachbarter Pflänzchen bezeichnen, doch tritt diese vollkommen hinter der Hauptfunction zurück.

Rhizoidenlose Moose.

Bereits in früheren Capiteln habe ich gelegentlich auf das Fehlen der Rhizoiden bei einigen Moosen aufmerksam gemacht, in Anbetracht der Wichtigkeit dieses Vorkommens möchte ich noch etwas ausführlicher darauf eingehen.

Mit der Überschrift scheinen sich zunächst die Bemerkung Hedwig's[1]: »Musci aeque ac reliquae plantae radicibus succos suos hauriunt, quibus nutriuntur. Nullo, ne minutissimo quidem mihi cognito, eam deficere certus scio«, ferner der Ausspruch Schimper's: Radix, pars illa essentialis stirpium qua plantae non solum aluntur sed etiam fulciuntur terraeque affixae remanent, nulli Muscorum speciei, ne minimis quidem, quamvis ab antiquis botanicis et recentioribus nonnullis negetur, deest«, wenig zu vertragen, und doch ist sie richtig, aber auch beide Autoren sind im Rechte. Denn Schimper[2]) fährt nachher fort: »Non pauci tamen Musci inveniuntur quorum caules, aetate provecta, radiculis omnino carent«, und auch Hedwig giebt wenigstens zu, dass die Rhizoiden einigen Moosen zu fehlen scheinen, er behauptet aber, dass sie nach Ablauf einer gewissen Zeitperiode stets wieder neugebildet werden.

Im Jugendzustande besitzt jedes Moos Rhizoiden; werden sie aber überflüssig, dann werden nach dem Absterben des unteren Stengelteiles mit den ersten Fäden, wenn nicht außergewöhnliche Umstände eintreten, überhaupt keine mehr, auch nicht nach gewissen Zeiträumen, angelegt, und danach muss der zweite Teil des letzten Hedwig'schen Satzes eine Berichtigung erfahren. In der That hat nun eine ganze Reihe von Laubmoosen in normalem Zustande, d. h. in typischer Ausbildung und am natürlichen Standorte keine Rhizoiden. Dieser Umstand ist nach meiner Ansicht für die Beurteilung der letzteren ihrer Function nach von außerordentlicher Bedeutung. Sind nämlich die Rhizoiden die ausschließlichen Absorptionsorgane der Moose, so ist nicht recht verständlich, wie dann rhizoidenlose Pflanzen die Nährstoffe aufnehmen sollten, wenn sie nicht eben befähigt wären, mit ihrer ganzen Oberfläche zu absorbieren. Anders dagegen steht es mit der Function als Haftorgane, wie wir gleich sehen werden.

Im allgemeinen neigen die Pleurocarpen mehr dazu, keine Rhizoiden zu entwickeln, als die Acrocarpen; seinen Grund hat dies darin, dass die ersteren wegen ihrer reicheren Verzweigung und ihres plagiotropen Wachstums selbst in lockeren Rasen sich gegenseitig besser durchdringen und auf diese Weise unterstützen, während die orthotropen Pflänzchen der

1) Hedwig, l. c. p. 11.

2) Schimper, Synopsis Muscorum europaeorum I. p. 5.

Acrocarpen nur bei sehr dichtem Zusammenschluss schützend auf einander einwirken.

Wie ich eben sagte, fehlen die Rhizoiden[1]) überall da, wo ihre Anwesenheit als Haftorgane nicht erforderlich ist, d. h. wo die Moospflanzen einen solchen Schutz erfahren, dass sie auch ohne Rhizoiden dauernd an ihrem Platze festgehalten werden. Dieser wird ihnen erstens durch das Verhältnis der Stämmchen zu einander und zweitens durch äußere Verhältnisse geboten. Aus dem ersteren ergiebt sich, dass an den Orten, wo die Moose Massenvegetation bilden, auch am ehesten die Ausbildung der Rhizoiden unterbleibt. Solche Massenvegetation tritt nun besonders auf sumpfigem Terrain auf. Alle Moose, die bei der Bildung von Moossümpfen beteiligt sind, sind auch rhizoidenlos. Ihre Aufzählung kann ich mir ersparen, da das bereits im vorigen Capitel geschehen ist. In diesen Moossümpfen drängen sich unzählige Pflänzchen so aneinander, dass eine gewaltsame Entfernung durch Fortwehen oder Fortschwemmen nicht eintreten kann; ein jedes Stämmchen bleibt unverändert in seiner Lage. Auch die Schwere der Massen wirkt hier mit, da der häufig vorhandene Stengelfilz oder das durch Blätter gebildete Capillarensystem sich mit Wasser vollgesogen hat.

Über das Fehlen der Rhizoiden bei schwimmenden Moosen habe ich bereits in dem Capitel: »Über den Einfluss des Wassers auf die Entwickelung der Rhizoiden« gesprochen und dieses daselbst auch begründet.

Durch andere Pflanzen, namentlich durch Carex-Halme, erhalten ebenfalls an feuchten Localitäten einige umherschweifende, nicht zu Rasen zusammentretende Formen, z. B. Brachythecium Mildeanum Schimp., Eurhynchium piliferum Br. eur., Hypnum pratense Koch und H. elodes Bland. Schutz. Diese leben zwischen den Halmen und Polstern der sie schirmenden Gefäßpflanzen und kriechen am Substrat hin, ohne sich festzuheften. Dieser Schutz reicht völlig aus, sie an ihrem Standort zu fixieren, und so erklärt sich das Fehlen der Rhizoiden bei ihnen.

Man könnte bei den ebengenannten Formen einwenden, dass diese Erscheinung wenig auffällig wäre und ihr Analogon in dem Fehlen der Wurzelhaare bei den im Wasser lebenden höheren Gewächsen hätte, dass also diese Eigenschaft ein Beweis für die Absorptionsthätigkeit der Rhizoiden sei. Dieser Einwand wäre berechtigt, wenn nicht eine große Zahl von Moosen trockener Standorte dieselbe Eigentümlichkeit zeigte. Wer z. B. im Kiefernwalde einen Rasen von Hylocomium Schreberi De Not. aufhebt, wird erstaunt sein, wie leicht sich derselbe vom Substrat abnehmen lässt. Sieht man genauer zu, so wird man vergeblich nach Rhi-

1) Hier ist nur von den Haftrhizoiden die Rede, auf deren Verschiedenheit in Bau und Function von dem im vorigen Capitel behandelten Stengelfilz ich noch einmal hinweisen möchte.

zoiden an den Stammenden suchen. Ebenso haben auch die übrigen Massenmoose des Kiefernwaldboden keine; es gehören hierher Scleropodium purum Limpr., Hylocomium splendens Br. eur., ferner eine Form des vielgenannten Hypnum cupressiforme L. und als seltenerer Bestandteil Hypnum crista castrensis L. Selbst die stengelfilzigen Dicranum-Arten des Kiefernwaldes haben keine Haftrhizoiden. Auch die dichtrasigen Bodenmoose der Laubwälder vom Wachstumstypus des Hylocomium triquetrum Br. eur. verzichten auf Ausbildung des Rhizoiden. Abgesehen von der Massenwirkung der aus durcheinander gewachsenen Pflänzchen gebildeten Rasen schützen auch die Bäume vor äußeren Unbilden.

Ferner ist als rhizoidenloses Moos Hylocomium rugosum De Not. zu nennen, dessen Verhalten ich auf dem Gipfel der Schneekoppe im Riesengebirge studieren konnte. Es wächst hier in kleinen, etwa 5 cm hohen Rasen zwischen Steinen und wird von Gras, besonders Nardus stricta L., dicht überwallt, so dass es vollkommen von demselben gedeckt und geschützt wird. Selbst Stürme vermögen nicht, es vom Substrat zu entfernen, trotzdem es nicht mit Rhizoiden an dasselbe geheftet ist. Noch andere Gesteinsmoose können rhizoidenlos sein, jedoch, wie das letzterwähnte, nur in geschützten Lagen, wie ich bereits bei der Besprechung ausgeführt habe. Gewöhnlich ohne solche sind z. B. Hylocomium pyrenaicum Lindb. und Hypnum callichroum Br. eur., wie ich mich gleichfalls im Riesengebirge überzeugen konnte. Ich fand die beiden Arten zwischen den Blöcken im Grunde der großen Schneegrube in völlig geschützter Position, da der Standort reichlich mit Knieholz bewachsen war.

Von sandliebenden Moosen habe ich bisweilen Racomitrium canescens Brid. und Tortula ruralis Ehrh. ohne Rhizoiden angetroffen, wenn sie sich nämlich in Räschen zwischen andere, sie überragende Gewächse gedrängt hatten.

In allen diesen Fällen erfahren also die Moose auf irgend eine Weise Schutz, welcher hinreicht, sie an ihrem Standort festzuhalten und daher die Ausbildung besonderer Haftorgane überflüssig macht. Wird dieser aufgehoben, dann wird die Anwesenheit derselben wieder nötig; deshalb entwickeln auch die meisten der als Beispiele erwähnten Moose im Notfalle Rhizoiden. So ist mir dies von Scleropodium purum Limpr. bekannt, von welchem ich bisweilen einige von den Rasen losgelöste Exemplare zwischen Rindenspalten am Fuße von Bäumen sah. Um ihren einmal eingenommenen Platz behaupten zu können, mussten sie zur Entwickelung von Haftorganen schreiten. Ebenso beobachtete ich einige Male Pflanzen von Hylocomium Schreberi De Not. auf Baumstümpfen mit Rhizoiden ihrer Unterlage angeheftet. Auf Steinen und Baumstämmen fand Jaap[1]) eine

1) O. Jaap, Bryologische Beobachtungen in der nördlichen Priegnitz aus dem Jahre 1900. Abh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenb. 1901, XLIII. p. 67.

Form von Scleropodium purum Limpr. vielfach mit Rhizoiden festgewachsen; er hat sie var. appressum genannt. Auch Acrocladium cuspidatum Lindb., welches LIMPRICHT als »nicht wurzelnd« angiebt, habe ich oft mit Rhizoiden gefunden. Doch waren es entweder einzelne Pflanzen oder Rasen an ungünstig gelegenen Stellen, z. B. an abschüssigen Grabenwänden. Eine flache, den Schnittflächen von Baumstümpfen dicht angepresst wachsende Parallelform zu der von Scleropodium entwickelt wie diese sehr reichliche Rhizoiden; sie ist von LOESKE[1]) gleichfalls als var. appressum bezeichnet worden; ich selbst fand sie auch auf Sandstein einer Gartenmauer.

Diese Beispiele ließen sich leicht noch vermehren; ich zweifle überhaupt nicht daran, dass alle gewöhnlich nicht mit Rhizoiden versehenen Moose, auch die, von welchen es noch nicht bekannt ist, im stande sind, solche hervorzubringen, wenn die Umstände sie erforderlich machen. Jedenfalls wird hierdurch deutlich ihre mechanische Function bewiesen.

Verwendung der Rhizoiden als systematisches Merkmal.

Wie wir sehen, ist die Ausbildung der Rhizoiden oft von biologischen Momenten abhängig; deshalb erscheint zunächst eine Antwort auf die Frage: Bieten die Rhizoiden ein zuverlässiges Merkmal bei der Beschreibung der Arten, zum mindesten zweifelhaft. Dennoch glaube ich, eine bejahende geben zu können in Anbetracht der Thatsache, dass jedes Laubmoos in seiner typischen Form und am normalen Standorte eine ganze bestimmte Entwickelung der Rhizoiden besitzt, d. h. dass sie entweder reichlich, wenig oder gar nicht vorhanden sind. Neuerdings findet man sie denn auch als Merkmal verwendet — namentlich LIMPRICHT hat in der Bearbeitung der deutschen Laubmoose in RABENHORST's Kryptogamenflora ausgedehnten Gebrauch davon gemacht — freilich manchmal einseitig insofern, als nur bei der Beschreibung des Typus hierauf eingegangen wird, während die Formen, welche oft gerade durch die Rhizoiden ein charakteristisches Gepräge erhalten, nicht immer gleichmäßig in dieser Hinsicht beachtet worden sind. Wie unähnlich oft in Bezug auf Ausbildung der Rhizoiden resp. des Stengelfilzes Typus und Formen sich verhalten, zeigen die Beispiele von Scleropodium purum Limpr. und Acrocladium cuspidatum Lindb. aus dem vorigen Capitel; ferner erinnere ich an Mnium affine Bland. und Hypnum cupressiforme L. Das letztere ist wegen seiner zahllosen Formen und wegen der mannigfachen Bedingungen, unter denen es gedeihen kann, ein geradezu klassisches Beispiel für den Wechsel der Rhizoidenentwickelung bei einem und demselben Moose. Deshalb empfiehlt

[1]) L. LOESKE, Bryologische Beobachtungen aus 1899 und früheren Jahren. Abh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenb. 1900, XLII. p. 279.

es sich, diesen Verhältnissen mehr Rechnung zu tragen und, wenn man ihnen einmal den Wert eines systematischen Merkmals zuerkennt, zur Vermeidung von Irrtümern schon bei der Beschreibung der Art auf die Entwickelung der Rhizoiden oder des Stengelfilzes bei Varietäten und Formen hinzuweisen.

Schlussbemerkungen.

Zum Schlusse möchte ich die wichtigsten Punkte der Untersuchungen noch einmal zusammenfassen.

Der Gipfelpunkt der ganzen Besprechungen ist folgender Satz:

Die Rhizoiden der Laubmoose sind ihrer Hauptfunction nach Haftorgane; hinter dieser treten die beiden Nebenfunctionen vollständig zurück; sie dienen zur Fixierung:

1) des Protonemas,
2) der ganzen beblätterten Moospflanze,
3) wichtiger Teile der letzteren (Äste, Perichätien).

Als Beweis für diese Behauptung ist anzuführen, dass sie dort, wo sie am meisten in Anspruch genommen werden, auch am kräftigsten entwickelt sind und sogar bestimmte Anpassungen erfahren haben.

So sind sie in Bezug auf Länge der Fäden je nach der Beschaffenheit des Bodens verschieden entwickelt, auf Sandboden am längsten und auf Thon am kürzesten.

Bei Epiphyten sind sie stets kräftig entwickelt; augenfällige Anpassungen bestehen jedoch nur bei der epiphyllen Ephemeropsis (»Hapteren« Goebel), Anklänge zu solchen in der Verbreiterung der Rhizoiden zu lappigen oder scheibenähnlichen Gebilden oder im streckenweisen Aneinanderlegen mehrerer Fäden.

Die Existenz saprophytischer Moose ist in Frage gestellt dadurch, dass

erstens die auf Baumstümpfen und anderen Standorten saprophytischer Gewächse lebenden Formen meist auch auf anderen Substraten gedeihen,

zweitens die Lösung toter pflanzlicher Membranen unwahrscheinlich und ein Eindringen durch solche auf vorarbeitende Thätigkeit anderer Organismen zurückzuführen ist, und

drittens durch die Assimilations- und Absorptionsthätigkeit des Protonemas und der beblätterten Pflanze.

Gesteinsmoose bedürfen im allgemeinen einer kräftigen Ausbildung der Rhizoiden. Anpassungen zeigen die Andreaeaceen durch ihren flächenförmigen Vorkeim und die teilweise bandförmigen Rhizoiden. Ein directes Angreifen und Zerstören des Gesteins durch die Rhizoiden ist nicht nachzuweisen, vielmehr wirkt das in den Moosrasen festgehaltene Wasser in dieser Weise.

Flutende Formen besitzen ein dichtes Haftpolster und stark verdickte Außenwände der Rhizoiden, die wahrscheinlich je nach der Schnelligkeit des fließenden Wassers verschieden sind, oder an und für sich sehr dicke (Cinclidotus).

Schwimmenden Moosen fehlen sie ganz, denn es herrscht ganz allgemein das Bestreben, die Rhizoiden, wenn ihre Anwesenheit als Haftorgane nicht erforderlich ist, nicht auszubilden. Hierdurch wird abermals ihre mechanische Function bewiesen.

Als Nebenfunction ist zunächst die durch den Stengelfilz mancher Moose, der aus modificierten Rhizoiden gebildet wird, hervorgerufene Speicherung und Leitung von Wasser hervorzuheben.

Die andere Nebenfunction der Rhizoiden betrifft die Aufnahme von Wasser mit darin gelösten Stoffen, über welche ich noch ein paar Bemerkungen machen will. Um Missverständnisse zu vermeiden, hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich dieselbe durchaus nicht in Abrede stelle. Alle Membranen der Moospflanze — die Oberfläche des Sporogons ausgenommen — sind im stande, Wasser aufzunehmen, ob sie verdickt sind oder nicht, im ersteren Falle natürlich weniger schnell. Dagegen besteht nach meinen Erfahrungen die Wahrscheinlichkeit, dass die Rhizoiden nicht im stande sind, durch Lösung vermittelst eines abgeschiedenen Stoffes Nahrung aus dem Substrat zu erlangen.

Man könnte mir erwidern, die Rhizoiden umwachsen Erdteilchen wie die Wurzelhaare der Gefäßpflanzen und es wäre merkwürdig, wenn dies nicht der Ausdruck einer gleichen Function wäre; in der That ist nach der Figur in Pfeffer's Pflanzenphysiologie p. 133 eine große Übereinstimmung vorhanden. Darauf kann ich folgendes erwidern: Die Rhizoiden umwachsen in gleicher Weise auch Quarzkörnchen, denen sie wohl kaum etwas entnehmen. Ferner habe ich Pflanzen von Hypnum stramineum Dicks. im Gewächshause mit seinen Rhizoiden an einem lackierten Eisenrohr gefunden, aus dem diese auch wohl schwerlich etwas absorbieren können; sie müssten also untergehen, wenn nicht das auf die Pflanzen tropfende Wasser mit seinem gelösten Inhalt durch die ganze Oberfläche aufgenommen würde. Auch dürfte der Umstand sehr dagegen sprechen, dass Gestein nicht von ihnen angegriffen und pflanzliche Membran nicht durch sie zerstört wird. Es besteht also zum mindesten die Wahrscheinlichkeit, dass ein Umwachsen der Erdpartikel auch aus mechanischen Rücksichten erfolgen kann. Ferner ergäbe sich beim Fehlen der Rhizoiden die Schwierigkeit, mit welchen Organen die Absorption vollzogen werden sollte, wenn nicht die ganze Oberfläche der Pflanzen, namentlich die Blätter dies besorgten, sondern Rhizoiden die alleinigen Absorptionsorgane wären. Aber abgesehen von dieser unwahrscheinlichen Eigenschaft der Rhizoiden tritt auch die Aufnahme von Wasser durch dieselben so hinter der durch die große Fläche der Blätter erfolgenden zurück, dass sie von ganz unter-

geordneter Bedeutung ist. Es bleibt also nur übrig, dass die Hauptfunction der Rhizoiden in einer mechanischen Leistung besteht.

Leider entbehren diese Auseinandersetzungen noch der Stütze durch das Experiment; aber bei dem langsamen und oft von ganz uncontrollierbaren Factoren abhängigen Wachstum der Laubmoose sind Culturen in größerem Maßstabe noch nicht gelungen, und es wird wohl noch lange dauern, bis wir diese erzielen, wenn dies je eintritt. Bis dahin wird sich die Ansicht die größte Geltung verschaffen, welche nach biologischen Beobachtungen im Freien die meiste Wahrscheinlichkeit für sich hat, und in diesem Falle wird es, so hoffe ich, die in vorliegenden Auseinandersetzungen zum Ausdruck gebrachte sein.
